Beitrag zur Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. (Aus dem Zoologischen Institute zu Leipzig.)

by Müller, Herman



ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 41.

Siebenzehnter Band.

Dritte und vierte Lieferung.

Inhalt:

H. Müller, Beitrag zur Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala.

Mit 5 Tafeln und 12 Textfiguren.





STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1903.



ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Professor Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 41.

Beitrag zur Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala.

Von

Dr. Hermann Müller.

(Mit 5 Tafeln und 12 Figuren im Text.)

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1903.

Beitrag zur Embryonalentwickelung

der

Ascaris megalocephala.

(Aus dem Zoologischen Institute zu Leipzig.)

Von

Dr. Hermann Müller
in Biebrich.

Mit 5 farbigen Tafeln und 12 Figuren im Text.



STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1903.

Carl Georgi, Universitäts-Buchdruckerei in Bonn.

Einleitung.

Das Studium der Nematodenembryologie wurde besonders durch Untersuchungen an Eiern von Ascaris megalocephala gefördert. Infolge ihrer Dotterarmut stellen sie nach kunstgerechter Vorbereitung überaus klare, durchsichtige Objekte dar, die einen Einblick in die feinsten Verhältnisse gestatten.

Hallez (3), der zuerst eingehend sich mit ihrer Entwicklung befasste, hatte kaum nennenswerten Erfolg, da er unzweckmässiger Weise lebendes Material bearbeitete und obendrein schon vom 12zelligen Stadium an die Hauptrichtungen des Embryo verwechselte.

Hohe Bedeutung dagegen erreichten die Untersuchungen Boveris (1. 2.). Seine Entdeckung vom Vorhandensein zweier Zelltypen, der Keim- und Somazellen, vom Eintreten der Chromatindiminution bei der Teilung der Ursomazellen, ferner sein Nachweis, dass das Chromatin der Stammeizelle in unverändertem Charakter sich bis zu der nach mehrfacher Teilung auftretenden Urgeschlechtszelle überträgt, woraus er eine „Keimbahn“ im Sinne der Weismannschen Theorie zu konstruieren vermochte, sind als äusserst wertvoll zu bezeichnen. Während er indessen für die niederen Stadien eine genaue Zellkenntnis erreichte, beschränkte er sich vom ungefähr 48zelligen Stadium an auf die Analyse der zuletzt entstandenen Zellstämme. Dadurch wurde natürlich nicht immer die volle Sicherheit in der genetischen Reihenfolge der Zellen erlangt, und mancherlei Irrtümer waren die Folge.

Auf einige derselben machte bereits zur Strassen (4) aufmerksam. In seiner Abhandlung veranschaulichte er in klarer Weise das Anwachsen des Embryo auf 102 Zellen. Er zeigte, dass dasselbe überaus regelmässig erfolgte, und war dadurch imstande, die einzelnen Zellen genau zu unterscheiden und eine jede mit einer bestimmten Bezeichnung zu belegen. Nach ihm gehört die Urgenitalzelle nicht, wie Boveri behauptet, der 6., sondern schon der 5. Zellgeneration an; ferner bilden sich aus der 2. Ursomazelle nicht nur Darm und Mesoderm, sondern auch das ganze Stomatodäum. Boveri (2) acceptiert in seiner nachträglich erschienenen vollständigen Abhandlung nur den letzteren Punkt, glaubt jedoch hinsichtlich des ersteren, wenigstens für gewisse Fälle, im Rechte zu sein.

Es erübrigt noch, einer von Zoja (7) verfassten Schrift Erwähnung zu tun, die aber neue Gesichtspunkte nicht bietet, an Ausführlichkeit und erschöpfender Behandlung des Stoffes ausserdem von beiden vorgenannten wesentlich übertroffen wird.

An geeigneter Stelle werde ich auf die vorerwähnten Streitfragen eingehen und ferner noch eine Reihe anderer Berichtigungen vornehmen. Wenn ich dazu heute imstande bin, so

verdanke ich dies hauptsächlich dem Umstande, dass mir in der gründlichen Arbeit zur Strassens (4) ein guter Ausgangspunkt für meine Untersuchungen gegeben war. Nach eingehenden Vorarbeiten, die sich auf das Studium jüngerer Embryonen erstreckten und mich mit dem Material vertraut machten, vermag ich durch eigene Anschauung die Richtigkeit des Hauptteils der Arbeit zur Strassens zu bestätigen; hinsichtlich des „morphologischen Anhanges" machen sich indess einige Korrekturen erforderlich.

Angeregt durch Herrn Prof. Dr. zur Strassen habe ich den Versuch unternommen, mich an die höheren Stadien heranzuwagen und, soweit es mir gelingen würde, die Entwicklung der Askaridenembryonen zu analysieren. Stets erfreute ich mich bei diesem für den Anfänger besonders schwierigen und mühevollen Beginnen der aufmerksamsten Förderung und des regsten Interesses von seiten meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Chun, des Leiters des zoologischen Instituts, und in gleicher Weise war ich auch des besten, uneigennützigsten Rates meines hochgeschätzten Lehrers, Herrn Prof. Dr. zur Strassen, gewiss, dessen reiche Sachkenntnis mir natürlich äusserst zu statten kam. Beiden Herren gegenüber fühle ich mich verpflichtet an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, insbesondere aber Herrn Prof. Dr. Chun nochmals deswegen, weil er mir bereitwilligst gestattete, das von Herrn Prof. Dr. zur Strassen vorgeschlagene Thema als Gegenstand meiner Prüfungsarbeit zu wählen.

In unmittelbarem Anschluss an die Abhandlung zur Strassens habe ich meine Untersuchungen mit dem Stadium 102 begonnen, in welchem der Embryo noch eine ausgesprochene ventral abgeplattete Eiform besitzt, und dank der Gunst des Materials konnte ich sie fortführen bis zu der Stufe, wo der bereits wurmförmig gestaltete Embryo sich $1^1/_2$ mal innerhalb der Eihülle aufgerollt hat. Bemerkenswert erscheint es hierbei, dass inzwischen nur eine 2—3malige Vermehrung seiner Blastomeren stattgefunden hat. Die vorliegende Arbeit soll in erster Linie einen morphologischen Beitrag zur Askaridenembryologie darstellen. Der Ergründung der genealogischen Verhältnisse konnte nur insoweit Rechnung getragen werden, als es für die nähere Kenntnis einzelner Zellgruppen erforderlich war. Dies auf alle auszudehnen, musste schon allein wegen der zunehmenden Schwierigkeit der Untersuchung als unzweckmässig erscheinen. Es galt dies besonders für die Hauptmasse der Blastomeren, des sog. „primären Ektoderms", die sich allmählich unter erheblicher Verkleinerung dicht gedrängt am vorderen und hinteren Körperpol, sowie in einer schmalen Bauchreihe zusammenscharen und übereinanderschichten. Für die verbleibende Minderzahl, die ein gänzlich abweichendes Verhalten zeigte und daher speziell mein Interesse in Anspruch nahm, war ich bestrebt durch Einbeziehung der benachbarten Zellpartieen in meine Untersuchungen eine sichere Begrenzung zu erzielen. Sollte innerhalb dieser Grenzsphäre an irgend einer Stelle sich ein Irrtum, z. B. Verwechslung von Zellen, eingeschlichen haben, so würde die Richtigkeit der eingeschlossenen Zellpartieen trotzdem noch nicht in Frage gestellt werden.

Hatte nun Boveri schon gezeigt, dass die äussere Körperhülle des Embryo, das Ektoderm, von 2 verschiedenen Ursprungsorten ihre Abstammung herleitet, so vermag ich für das Mesoderm sogar 3 solcher anzuführen. Unter diesen Umständen erscheint es nicht korrekt, von einer Keimblätterbildung zu reden. Gleichwohl werde ich der Verständlichkeit halber die gewohnten Bezeichnungen beibehalten und z. B. von Mesoderm I, II und III sprechen.

Eine Einteilung nach Stadien, wie sie in exakter Weise von zur Strassen bis zu

102 Blastomeren durchgeführt wurde, bietet beim Fortschreiten der Entwicklung mancherlei Schwierigkeit, da die Teilungsvorgänge zwischen den einzelnen Gruppen und sogar innerhalb derselben immer grössere Schwankungen erleiden. Wenn ich dennoch eine gewisse Begrenzung eingeführt habe und von Stadien 202, 402 und 802 spreche, so geschah dies nur, um in übersichtlicher Weise die Vorgänge erläutern zu können. Ich beabsichtige damit weniger einen bestimmten Entwicklungsgrad scharf zu markieren, sondern möchte vielmehr hier nach Besprechung eines Teilungsturnus sämtlicher Gruppen gleichsam einen Ruhepunkt für meine Beschreibung gewinnen.

Material und Methoden.

Die zur Untersuchung verwendeten Eier wurden in der von zur Strassen (4), angegebenen Weise konserviert und gefärbt. Hirsekorngrosse Eiklümpchen kamen 24 Stunden lang in ein Gemisch von Alkohol (96 %) und konzentrierter Essigsäure 4:1, darauf 24 Stunden in reinen Alkohol (96 %); dann folgte 24stündiges Färben mit alkoholischem Salzsäure-Karmin (Grenacher-Mayer), 24stündiges Verbringen in Alkohol (96 %) + 1 % Salzsäure und zuletzt beliebig langes Aufbewahren in reinem Alkohol. Zum Zwecke der Untersuchung wurden sie dann in Glycerin übergeführt. Dies geschah am besten in der Weise, dass man die Eier in schwach mit Glycerin vermischten Alkohol brachte und diesen in flacher Schale im Brutofen der Verdunstung aussetzte, worauf sie dann in reinem Glycerin zurückblieben.

Zur Züchtung empfahl es sich, die aus der vaginalen Uterushälfte ausgestrichenen Eier in einer mässig feuchten Kammer langsam, am besten bei Zimmertemperatur oder nur schwacher Erwärmung heranreifen zu lassen. Infolge auftretender Fäulnis, die sich durch ihren spezifischen, säuerlichen Geruch kenntlich machte, wurde die den Eiern anhaftende, eiweissreiche Uterusflüssigkeit ziemlich beseitigt. Diese nämlich war es, die am häufigsten die mikroskopische Untersuchung der Objekte unmöglich machte, da sie dieselben gleich einer trüben Wolke umgab und ausserdem leicht das Drehen unter dem Deckglas verhinderte. Ein mässiges Zurückbleiben von Uterusflüssigkeit hatte andrerseits wieder den grossen Vorteil, dass die benachbart gelegenen und daher in der Regel gleichaltrigen Eier in leichtem Verbande an einander hängen blieben. Bei Untersuchungen an vorgeschrittenen Eiern wäre es sonst ausserordentlich schwierig, ja fast unmöglich gewesen, gleiche und ähnliche Altersstufen ausfindig zu machen. Fast überraschend war es manchmal, wie in einem Klümpchen von einigen hundert Eiern die Bilder sich nahezu wiederholten. Gerade hierdurch aber gelang es verhältnismässig leicht, die geringsten Fortschritte in der Entwickelung aufzufinden.

Eins ist jedoch vor allem notwendig, will man sich vor unerwünschten Enttäuschungen bewahren, dass man nämlich die Eier auf ihre normale Entwicklung hin prüft, bevor man sie zum Gegenstand der Untersuchung macht. Schon Boveri (2. pag. 4) beobachtete, dass die Eier des einen Wurmes ein ungestörtes Wachstum zeigten, die eines anderen aber schon sämtlich auf dem 2- oder 4-zelligen Stadium abstarben. Bliebe es nur bei diesen beiden Eventualitäten, so hätte man leichtes Spiel. Doch es giebt noch eine ganze Reihe von Zwischenstufen, deren pathologischer Charakter nur bei sorgfältiger Untersuchung auffällt. So sind besonders Eier, die sich sehr ungleich entwickeln, d. h. von denen nur vereinzelte zu höheren Stadien gelangen,

als offenbar krank auszumerzen. In gefärbtem Zustande zeigen sie meist als charakteristisches Zeichen, überall in den Zellen zerstreut, grössere oder kleinere Chromatinbrocken. Es gibt nun Fälle, in denen diese Erscheinungen wohl in jüngeren Stadien vorhanden sind, in höheren aber fehlen sie, und nur bei aufmerksamer Beobachtung wird man dann an den fremdartigen Zellbildern die Abnormität erkennen. Auch ich habe anfangs solche unliebsame Erfahrungen machen müssen, da ich mich längere Zeit an krankhaft entwickelten Eiern eines Wurmes abmühte, die mir damals wegen der Gleichmässigkeit, mit der sich dieselben Bilder vorfanden, normal zu sein schienen. Erst spätere Vergleiche mit den Eiern anderer Würmer belehrten mich, dass ich mich in falscher Richtung bewegte. Immerhin erscheint mir dieser Fall, der sicher einer der schwierigst erkennbaren ist, der Erörterung wert zu sein. Ich werde daher zum Schlusse meiner Abhandlung in einem „Beitrag zur Teratologie" besonders auf ihn zurückkommen.

Die Untersuchungen wurden fast durchweg bei 1200facher Vergrösserung angestellt. Künstliches Licht, das ich meist dabei verwendete, hatte den Vorteil einer besseren Durchleuchtung des Objektes und war daher dem Tageslicht vorzuziehen. Insbesondere liess es die Zellkerne deutlicher hervortreten, die ja überhaupt die besten Richtpunkte darstellen.

Für die Benennung der Zellen hat sich Boveri's Nomenklatur als die einfachste erwiesen, und sie werde ich auch überall beibehalten, bezw. in gleichem Sinne fortführen, ausgenommen bei den Gliedern des primären Ektoderms. Hier hielt ich es für notwendig, vorerst nicht von zur Strassens Bezeichnung abzugehen, um möglichst vor Verwechslungen sicher zu sein. Da sich diese jedoch bald zu kompliziert gestaltete, so zog ich es vor, weiterhin von Vereinfachungen Gebrauch zu machen.

Auch die Farben der Zellgruppen habe ich denen der trefflichen Abbildungen Boveris angepasst. Nur die „Bauchzellen" sind jetzt statt ihrem bisherigen Englischrot, das fortan ausschliesslich den „Schwanzzellen" verbleibt, durch ein weinrotes Aussehen gekennzeichnet.

Untersuchungsergebnisse.

Bevor wir zu einer näheren Besprechung der Resultate übergehen, dürfte es vorteilhaft sein, noch einmal einen kurzen Rückblick auf die bisherige Entwicklung des Embryo zu werfen.

Stadium II. Die Durchschnürung der Eizelle lieferte die Stammzelle P_1 und die Ursomazelle AB (Boveri) = I (zur Strassen).

Stadium IV. Aus der zweiten Teilungsperiode gingen hervor das Ektodermzellenpaar I A und I B, die Stammzelle P_2 und die Ursomazelle E M St, die Urzelle des Ento-, Mesoderms und Stomatodäums.

Stadium VIII. Bei dem Eintritt der nächsten Teilung zeigte sich dann an den Kernen der Somazellen die merkwürdige Erscheinung der Chromatinverminderung. Auch liessen sich jetzt sichere Anhaltspunkte für die Richtungsverhältnisse des Embryo gewinnen. Dorsal und vorn gelegen spalteten sich I A und I B der Länge nach in eine rechte und linke Tochterzelle. Aus E M St und P_2 hingegen ging durch Querteilung eine ventral und median gelegene Reihe von 4 Zellen hervor. M St, die vorderste, vereinte noch die Elemente des Mesoderms und Stomatodäums in sich; dann folgten E, die Urzelle des Darms, P_3, die Stammzelle, und zuletzt deren Schwester C, die als Urzelle einer sekundären Ektodermgruppe angesehen wurde, die aber nach meinen Feststellungen auch noch Mesodermteile in sich birgt.

Stadium XVI. Der vierte Teilungsvorgang führte eine Erhöhung der ektodermalen Blastomeren auf 8 herbei. Von den Gliedern der Bauchreihe teilten sich M St und C längs, E und P_3 quer. Demgemäss sahen wir dann die Produkte der ersteren rechts und links von der Mittellinie gelagert, als m st und c, bezw. $\mu\sigma\tau$ und γ. Die der letzteren hingegen bildeten abermals eine mediane Reihe von 4 Zellen: E I, E II, P_4 und D, die Urzelle einer uns später noch beschäftigenden Gruppe.

Stadium XXVIII. In der fünften Teilungsperiode, die zeitlich in den einzelnen Gruppen erhebliche Abweichungen erkennen liess, wuchs das Ektoderm auf 16 Zellen heran. Durch transversale Teilung von m st und $\mu\sigma\tau$ wurden ferner Stomatodäum und Mesoderm von einander getrennt. In gleicher Richtung teilten sich c in c I und c II und γ in γ I und γ II.

Stadium LVI. Bevor jedoch die übrigen ventralen Glieder sich zur Vermehrung anschickten, trat schon das Ektoderm in die nächste Teilung ein. Stomatodäum und Mesoderm, letzteres etwas später, teilten sich gleichfalls wieder und bildeten zusammen einen nach hinten offenen Bogen von 8 Zellen. Dabei nahmen die mesodermalen Glieder eine deutlich vertiefte Stellung ein. Nunmehr erhöhten auch die mittlerweile gegen das Zentrum hin versunkenen Darmzellen ihre

Zahl auf 4. Fast zu derselben Zeit vollzog sich von neuem die Teilung in der C-Gruppe und zwar bei c I und γ I transversal und inäqual in die oberen Makromeren c I′ und γ I′ und die unteren Mikromeren c I″ und γ I″, bei c II und γ II longitudinal in die inneren c II′ und γ II′ und die äusseren c II″ und γ II″. Dann stellte auch die Zelle D ihre Spindel in der Querrichtung ein. Zuletzt endlich sahen wir die Stammzelle P_4 sich durchschnüren, die gleich den Darmzellen während der letzten Periode im Ruhezustande verharrt hatte.

Stadium LVI—CII. Von der allgemeinen Teilung im nächsten Stadium schlossen sich wieder einige Gruppen aus. Es waren dies die Nachkommen von C und die beiden Stammzellen, während alle übrigen die Zahl ihrer Glieder verdoppelten.

Stadium CII.

Wir finden mithin am Schlusse des Stadiums LVI—CII, an das sich meine Betrachtungen anknüpfen, folgende Verhältnisse vor. Die weitaus grösste Zellenzahl hat das primäre Ektoderm mit 64 Gliedern. Es nimmt demgemäss auch den wesentlichsten Teil der embryonalen Oberfläche ein, so die Front, den Rücken, die beiden Seiten und die Randpartieen der Bauchfläche. Seine Zellen haben noch eine stattliche Grösse und lassen hierin kaum einen Unterschied gegenüber den übrigen Blastomeren erkennen. Schon zur Strassen erkannte in der 32zelligen Ektodermplatte ein eigentümliches Verhalten einzelner an ihrem hinteren Rande gelegener Zellen. Während nämlich alle übrigen Blastomeren eine gleiche Teilung eingingen, teilten sich jene — es waren 4 an der Zahl: IAr1βα, IAr1βb, IBr1βb und IBl1βb — ungleich. Dadurch kam es zu Makro- und Mikromerenbildung. Aber auch fernerhin weichen ihre Sprösslinge gemeinschaftlich mit einigen benachbarten Zellen in ihren Eigenschaften so erheblich von ihren übrigen Stammesgenossen ab, dass sie mehr und mehr eine gesonderte Stellung einnehmen und besondere Beachtung verdienen.

Im nicht orientierten Stadium CII fallen uns durch ihre Grösse besonders die in der Medianlinie sich berührenden, der letzten Ektodermreihe angehörigen Zellen IAr1βby und IAr1βαy auf, ferner die mehr seitlich in der vorletzten gelegenen IBr1βbx und IBl1βbx. Da sie ihrem Umfang entsprechend auch grosse Kerne besitzen, so werden sie leicht und sicher erkannt. Ich werde sie der Kürze halber als Grosszellen a = ga und b = gb bezeichnen und ihre bedeutend kleineren Schwestern, die entsprechend umgekehrt der vorletzten, bezw. der letzten Reihe angehören, als Kleinzellen a = ka und b = kb. Die rechte Seite wird durch ein r, die linke durch ein l gekennzeichnet. Zwischen die Paare a und b eingeschaltet liegen die Zellen IBr1βax und IBl1βax in der vorletzten und IBr1βay und IBl1βay in der letzten Reihe. Für die ersteren beiden wähle ich, da sie höher liegen, die Bezeichnung „obere y“ = oy, für die anderen „untere y“ = uy. Es erübrigt noch die die untere Begrenzung des hinteren Randes bildende Zelle IBr2βby resp. IBl2βby anzuführen, — welche ich x benennen will, — um ein vollständiges Bild der insgesamt aus 14 Gliedern bestehenden beiden letzten Zellreihen wiederzugeben.

Nach hinten anschliessend folgt das von Boveri so benannte sekundäre Ektoderm, das aus der 3. Ursomazelle hervorgegangen ist. An der 8gliedrigen Gruppe lässt sich ein vertikaler

und ein horizontaler Ast unterscheiden. Der erstere, für den wir den Namen „Schwanzzellen" beibehalten wollen, besteht aus 2 ungleichen, in der Mittellinie sich berührenden Zellpaaren. Ihre unteren Glieder zeichnen sich durch geringe Grösse aus, und wir erkennen sie als die Mikromeren cI2 und γI2 und ihre oberen als die Makromeren cI1 und γI1. Bei normalen Eiern nimmt das Paar der rechten Seite entsprechend dem Prinzip der kleinsten Flächen stets eine etwas höhere Stellung ein, als das der linken. Da Boveri dies in seiner einzigen, den Embryo von hinten zeigenden Abbildung (2. Tafel IV. Fig. 25c) umgekehrt darstellt, so ist anzunehmen, dass er diese nach einem inversen Ei entworfen hat. Der horizontale Ast bildet einen nach vorn und leicht aufwärts gekrümmten Zellbogen, von zur Strassen als „Bauchzellen" bezeichnet. Die inneren Glieder des Bogens, die sich unter die Mikromeren reihen, sind die Zellen cII1 und γII1, die äusseren cII2 und γII2. Der Ansicht Boveris, die inneren seien entschieden kleiner als die äusseren, kann ich mich nach meinen Beobachtungen und Bildern nicht anschliessen; es ist dies wohl auch schon in Rücksicht auf die gleiche Kerngrösse der vier Zellen nicht anzunehmen.

Dem Bogen der Bauchzellen passt sich derjenige der 4gliedrigen Gruppe an, die von der 4. Ursomazelle D abstammt. Er umschliesst von rückwärts die hintere Urgeschlechtszelle, und seine Aussenglieder dI und δI treten nach vorn hin an die letzten Stomatodäumszellen heran. Gewohnte, fast nie fehlende Begleiter besonders der Zellen dII und δII sind umfangreiche Chromatinbrocken. Dieselben rühren von der erheblichen Diminution her, die das Chromatin der Zelle D bei ihrer Teilung erleidet. In welchem Maasse dieser Vorgang erfolgt, dafür liefert die beigefügte Figur 1 ein klares Beispiel: Verschwindend ist hier der bleibende Chromatinrest gegenüber dem zerfallenden. Die Trümmer gesellen sich den Tochterzellen zu, sie liegen als homogene, glänzende Klumpen meist zu 1—2 im Protoplasma zerstreut und bilden für längere Zeit ein charakteristisches und sehr nützliches Erkennungsmerkmal für die D-Gruppe. Freiliegende, nicht in Zellen eingeschlossene Chromatinstücke, wie Boveri ein solches in seiner Figur 26 abbildet, habe ich nie gesehen. Der Umstand jedoch, dass in der fraglichen Figur die beiden Zellen d und δ durch eine weite Kluft voneinander getrennt sind, für die es doch hier gar keine Erklärung giebt — frische Teilung ist wegen der Grösse der Zellkerne ausgeschlossen — und andrerseits die Lage des Chromatinklumpens in der innersten Ecke derselben machen es wahrscheinlich, dass die zarten Zellgrenzen übersehen wurden.

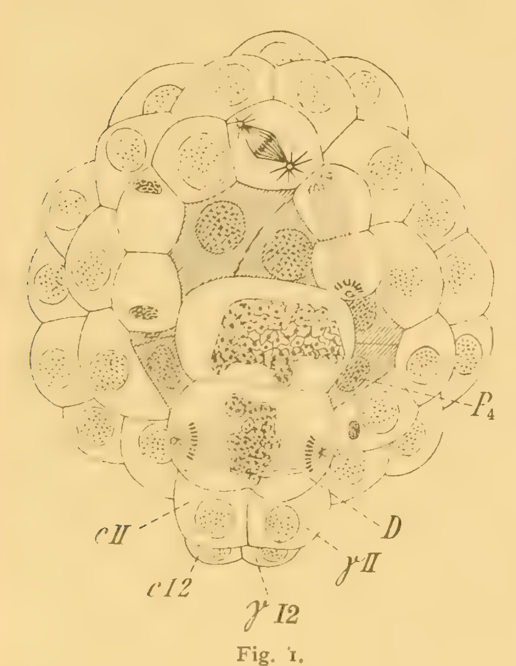


Fig. 1.

Rostralwärts von dieser Gruppe liegen die beiden über die Bauchflächen herausragenden grossen Stammzellen mit ihren gewaltigen Kernen. Ich betrachte sie mit zur Strassen und Zoja (7) als bleibende Geschlechtszellen und benenne sie mit ersterem GI und GII. Auch mir ist gleich ihnen niemals eine 6. Stammteilung im Sinne Boveris begegnet, und nie haben sich mir trotz der vielfachen Untersuchungen weit höherer Stadien Zweifel über die Richtigkeit dieser Annahme eingestellt. Lässt schon Boveris Angabe (2. pag. 28), er habe ursprünglich

auch die Ansicht zur Strassens und Zojas geteilt, müsse aber für manche Fälle dennoch an seiner ausgesprochenen Behauptung festhalten, eine gewisse Unsicherheit erkennen, so dürften auch, seine einzige Stütze, die Abbildungen 29 und 30 meiner Ansicht nach nicht imstande sein den Beweis für eine 7. Generation zu erbringen. Soweit sich beurteilen lässt, scheint das Ektoderm seinen Teilungsprozess zu 128 Blastomeren nahezu abgeschlossen zu haben. Daher wäre eine vermehrte Zellenzahl in der Schwanzregion nichts auffallendes. Ich hege kein Bedenken in der Teilung der Stammzelle eine verspätete zu sehen. Denn ähnliche Verzögerungen habe ich häufiger beobachtet und zwar dann gewöhnlich bei Eiern eines und desselben Wurmes, während ich bei anderen vergeblich nach ihnen suchte. Ich würde hiernach f und φ für dI resp. δI, dI und δI für cII2 resp. γII2 und die wegen ihrer erhöhten Lage auf den Figuren fast versteckten cII2 und γII2 — die ventrale Lage dieser Zellen in der doch jüngeren Figur 28ᵇ steht hierzu im Widerspruch — für ektodermale Blastomeren halten. Vermutlich sind sie als Töchter der unteren y anzusprechen. Eine genaue Kritik der fraglichen Figuren erscheint mir deshalb unmöglich, weil entsprechende Darstellungen der Embryonen von hinten fehlen, aus deren Vergleich erst eine sichere Feststellung der Zellen zu erlangen wäre.

Die nun noch zu nennenden embryonalen Teile leiten ihren Ursprung sämtlich von der 2. Ursomazelle E M St ab. Das älteste Glied, das Entoderm, zählt jetzt 8 Zellen, die als helle, grossblasige Gebilde den mittleren Raum der Furchungshöhle erfüllen. Beiderseits davon legt sich das Mesoderm in je einer 4gliedrigen gedrängten Reihe an, die Neigung zur Rhombenbildung bekundet. Seine Zellen erscheinen wesentlich kleiner als die des Entoderms. Die letzte verwandte Gruppe ist das Stomatodäum, dessen 8 Blastomeren einen nach hinten geöffneten Spitzbogen bilden.

So liegen die Verhältnisse der einzelnen Gruppen nach der Teilung. Bevor sie zur abermaligen Vermehrung schreiten, treten allerlei Zellverschiebungen ein, die eine wesentliche Veränderung des Bildes bedingen. Die Grosszelle a r stand bisher in Berührung mit der Grosszelle a l und den beiden Kleinzellen a. Scheinbar durch Andrängen der C-Gruppe kommt es zum Auseinanderweichen und bald zur völligen Scheidung der beiden Grosszellen a. Gleichzeitig wird auch die Verbindung mit k a l bedroht. Eifrig bemüht sich g a r diese nicht aufzugeben, indem sich ihr Berührungsende bei der zunehmenden Entfernung in einen sehr feinen Fortsatz auszieht. Lange gelingt es, endlich aber reisst das Band. Jetzt liegen die Grosszellen a weit voneinander getrennt. In gleichem Masse aber, wie sie auseinanderrückten, erfolgte eine Annäherung der Grosszellen a und b jeder Seite, bis es schliesslich zur ausgiebigen Berührung kam (Figur 2). Diese war nur möglich, wenn die y-Zellen eine Trennung erfuhren. Und in der Tat liegen sie nun isoliert, eine oberhalb und eine unterhalb der Berührungsstelle.

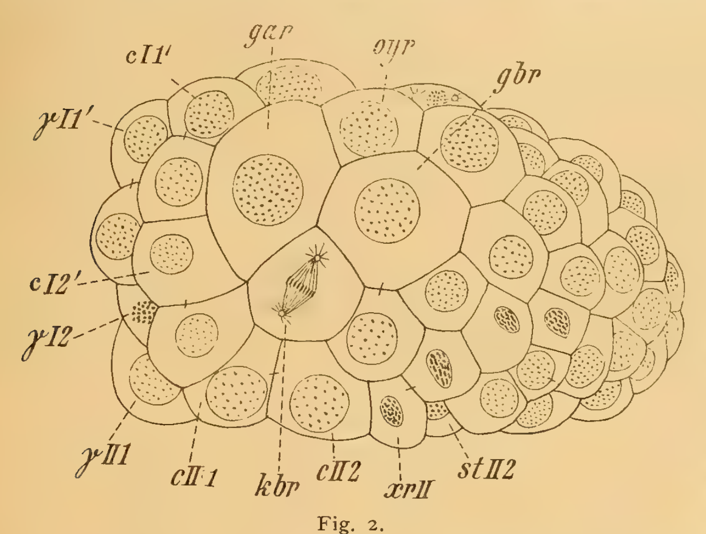


Fig. 2.

Stadium CII—CCII.

Auf der Bruchseite folgen nun eine Reihe von Veränderungen, deren Erörterung ich weiter unten folgen lasse, da mittlerweile von neuem das primäre Ektoderm den Reigen der Teilungsprozesse zu eröffnen beginnt und somit das nächste Stadium CCII einleitet. Die Einstellung seiner Spindeln erfolgt im allgemeinen para-tangential in der Längsrichtung des Embryo. Allmählich am vorderen Körperende und am ausgeprägtesten vor dem Eingang in das Stomatodäum geht sie in die Querrichtung über. Die Glieder des hinteren Randes zeigen sämtlich noch entsprechend ihrer Lage eine aufstrebende Richtung ihrer Spindeln und zwar von hinten und unten nach vorn und oben. Als Zellen vom typischen Aussehen der meisten ektodermalen Blastomeren kommen mit diesen auch x und y früh zur Durchschnürung. Wie oben erwähnt, waren die beiden y-Zellen infolge des Zusammentreffens von ga und gb auseinandergedrängt worden. Da diese jedoch bei ihrer jetzt eintretenden Teilung bestrebt sind, sich in der Richtung des sie trennenden Hindernisses gegeneinander zu strecken, so wird die Verbindung der Grosszellen bald wieder gelöst. Die Töchter der beiden y liegen nun in einer fast geraden Reihe, die im Winkel zwischen Bauch- und Schwanzzellen beginnt und seitlich vor ka endet. oyI, die obere, erscheint immer etwas versteckt, da sie von der hochgelegenen ka und deren vorderer Nachbarzelle überragt wird (Taf. I. Fig. 1[a]).

Am spätesten von allen Gliedern des Ektoderms schreiten auch Gross- und Kleinzellen — diese meist zuletzt — zur Vermehrung. Ihre Kerne, besonders die von ga, waren zu einer erstaunlichen Grösse herangewachsen und übertrafen diejenigen der übrigen Ektodermzellen um etwa das Dreifache. Die Grosszellen a stellen ihre Spindeln genau parallel zur Doppelreihe der Schwanzzellen und mithin zur Medianlinie ein, während diejenigen ihrer Schwestern, der Kleinzellen a, nach vorn eine leichte Divergenz erkennen lassen. Die hierdurch nach der Durchschnürung entstehende Lücke zwischen den beiden vorderen Töchtern kaI wird durch eine Ektodermzelle (Tochter von IAr1ααy) ausgefüllt (Taf. I, Fig. 4[b]). Die beiden blasigen Grosszellen berührten bisher den hinteren äusseren Rand der zugehörigen Kleinzelle. Nach vollendeter Teilung kommt gaI nahezu seitlich neben kaII zu liegen, ja sie ragt sogar bis an deren vordere Schwester heran und nimmt Fühlung mit ihr. Nach vorn wird sie von oyII begrenzt. gaII schafft sich in dem bisher von einem langen, spitz zulaufenden Zipfel ihrer Mutterzelle erfüllten Raume Platz, ohne indess neue Verbindungen einzugehen. Es wird dadurch uyI etwas seitwärts gedrängt. Die bisher seitlich gelegene uyII stellt jetzt die untere Begrenzung dar. Die Kleinzellen b teilen sich in schräger Richtung. Ihre Spindeln stehen fast parallel zu denen der y. Es ist ihr Verhalten insofern bemerkenswert, als sie eine ungleiche Teilung eingehen. Die untere, kbII, ist grösser als ihre Schwester kbI. Im letzten Stadium stand die Zelle x mit der unteren y in Berührung. Sie giebt nach ihrer Teilung diese Verbindung auf, vielleicht infolge Anwachsens der Zelle kb. Letztere tritt daher in die Reihe der eigentlichen Randzellen ein. Ihr Platz im Rande wird weiterhin durch kbII behauptet. Die Spindelrichtung der Grosszellen b entspricht nicht ganz der ihrer Schwestern. Sie ist eine nach vorn mehr geneigte. Zwischen gbI und oyI schaltet sich eine ektodermale Zelle ein. Es werden somit die oberen

Enden der im übrigen parallel verlaufenden Nachbarreihen y und b wie durch einen Keil auseinandergetrieben (Taf. I, Fig. 1—4).

Schon zu Beginn der ektodermalen Regung giebt sich auch neues Leben in der C-Gruppe kund, die während der letzten Periode LVI—CII im Ruhezustande verharrte. Hier sind es stets zuerst die Makromeren, die durch transversale Durchschnürung ihre Zahl auf 4 erhöhen. Sie bilden ein verschobenes Viereck, dessen rechte Seite etwas höher gelegen ist als die linke, in Übereinstimmung mit der bisherigen Lage der Mutterzellen. Wir nennen die oberen cI1′ und γI1′, die unteren cI1″ und γI1″.

Wesentlich später treten die Mikromeren in den Teilungsprozess ein, und fast immer ist es zuerst die rechte, die ihre Äquatorialplatte senkrecht zur Mittellinie einstellt. Ihre Töchter cI2″ und cI2′ bilden daher mit cI1″ und cI1′ eine aufsteigende gerade Reihe von 4 Zellen. Anders verläuft der Vorgang auf der linken Seite. Die Mikromere γI2 teilt sich in schräger Richtung. Ihr oberes Spindelende ist gegen die Medianlinie gewendet, das untere nach aussen. Die Teilung ist eine ungleiche. Es erscheint nämlich die obere, γI2′ kleiner als γI2″. Sie bilden zusammen mit cI2′ und cI2″ eine schräge, verschobene T-Figur, deren untere Balkenzelle cI2″ mit der unteren Stammzelle γI2″ in lockerer Berührung steht. Die obere Stammzelle γI2′ liegt genau in der Mittellinie. γI2″ bildet mit den Töchtern der linken Makromere eine gerade Reihe von 3 Zellen (Taf. I, Fig. 1^c u. 4^c).

Während die Makromeren ihre Lage unverändert beibehalten, gehen eigentümliche Wanderungen in der Mikromerengruppe vor sich. Besonders ist hierbei die Zelle γI2′ beteiligt. Wir wollen sie kurz als μ bezeichnen. War es schon von vornherein auffallend, dass sie kleiner als ihre Schwester erschien und eine mediane Stellung einnahm, so finden wir jetzt, dass sie allmählich zu versinken beginnt, um sich alsdann in ventraler Richtung fortzubewegen. Zunächst zeigt sich eine rundliche Vertiefung, dann aber geben die beiden unteren Mikromeren für die Dauer der Durchwanderung ihre lockere Verbindung auf. Unterhalb der dadurch entstehenden, schmalen Spalte gleitet die Mikromere durch und nimmt ihre Stellung median hinter den beiden mittleren Bauchzellen ein in gleicher Höhe mit ihnen. Die übrigen Mikromeren aber schliessen sich wieder zusammen. Sie bilden jetzt ein Dreieck. Die beiden unteren haben ihren ursprünglichen Standpunkt beibehalten, ihre Berührungsfläche ist jedoch grösser geworden. Die Zelle cI2′ dagegen ist aus ihrer seitlichen Stellung in die Mittellinie übergegangen (Taf. I, Fig. 4^c, Taf. II, Fig. 5—7).

Zur Zeit dieser Vorgänge, und noch ehe die Bauchzellen zur Vermehrung schreiten, vollziehen sich, wie oben angedeutet, eine Reihe wichtiger Vorgänge auf der Bauchseite, an denen vorwiegend der Doppelbogen der D- und Bauchzellen beteiligt ist. Seit Beginn der Gastrulation waren schon 2 Zellgruppen von der Oberfläche gänzlich verschwunden, das Entoderm und das Mesoderm. Ihnen folgt jetzt als dritte die D-Gruppe. Kurze Zeit nur liegen ihre 4 Glieder in erhabenem Bogen, der sich bis zum Stomatodäum hin erstreckt, um die hintere Geschlechtszelle. Dann allmählich sinken sie tiefer, wie schon zur Strassen (4, pag. 93) richtig beobachtete, zuerst die beiden äusseren, die sich von unten den beiden hinteren Mesodermzellen anschmiegen, zuletzt auch die inneren. Meist ist der Prozess für dI und δI schon nahezu beendet, während er für dII und δII erst beginnt. In gleichem Masse treten ihre Nachbarn über sie hinweg, von vorn die letzte Stomatodäumszelle, von der Seite ektodermale Blastomeren und von hinten der Bauchzellenbogen. Die äusseren Glieder des letzteren, die ursprüng-

lich etwas höher lagen als die inneren, verlassen allmählich ihre Position und strecken sich in der Horizontalebene nach vorn. Der Bogen wird dadurch etwas verengert, doch kommt es nicht zum Zusammentreten der beiden Blastomeren in der Medianlinie, wie zur Strassen beschreibt. Vielmehr haben sie das Bestreben mit der hintersten Stomatodäumszelle in Berührung zu kommen, und dies erreichen sie auch. Dadurch verschwinden die letzten Reste der äusseren D-Zellen in der Furchungshöhle, während die inneren noch längere Zeit wenigstens mit einem schmalen Saume der Oberfläche angehören. Da sie jedoch eine tiefe Stellung einnehmen, ihre Nachbarn aber hochgelegen sind, so sehen wir jetzt, gleichwie bei dem Stomatodäum, wenn auch in geringerem Grade eine wallumgebene Mulde hinter den Geschlechtszellen vor uns. Bemerkt man zu dieser Zeit schon, wie dII und δII eine Lockerung ihrer Verbindung erfahren, und wie sich die Hauptmasse ihres Zellleibes nach der Seite hin drängt, so kann man bald erkennen, dass es zum vollständigen Bruch zwischen ihnen kommt. Unter Einziehung der zuletzt noch das Gefüge aufrecht erhaltenden Zipfel runden sie sich ab und haben nun eine ausgesprochene Seitenlage (Taf. I, Fig. 1—4, Taf. II, Fig. 5ᵇ). Sie schmiegen sich an das Mesoderm I an und werden in der Tat selbst zu Mesoderm. Ihre am Ende des Stadiums eintretende Teilung erfolgt, wie zu erwarten, unter genauer Anpassung an die Rundung der Furchungshöhle. Hierbei ist es bemerkenswert, dass die Spindeln, gleichwie die des Mesoderms, eine Steigung nach vorn und oben aufweisen. Dadurch ist schon das Zustandekommen der Rhombusform nach der Teilung garantiert (Fig. 3 u. Taf. II, Fig. 7ᵇ).

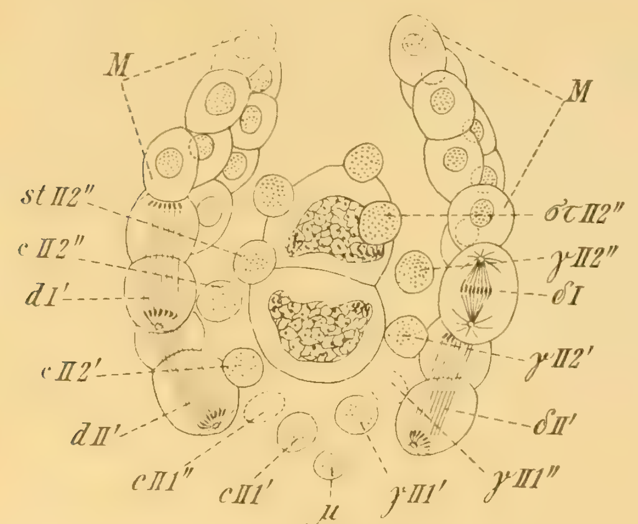


Fig. 3. Innengruppen zu Fig. 7a auf Taf. II. M = Mesoderm.

Schon lange vor den D-zellen kommen die vier stattlichen Bauchzellen zur Durchschnürung. Meist sind es zuerst die mittleren cII1 und γII1, die sich, wie vordem ihre Mutterzellen, schräg nach aussen teilen. In ihrer Ausdehnung nach vorn behindert, erstrecken sie sich weit nach hinten, und für kurze Zeit sehen wir alsdann die rundliche Bogenform in eine spitze übergehen. cII1′ und γII1′ behalten Fühlung in der Mittellinie. Für letztere bietet sich wegen der linksseitig um μ verkürzten Schwanzzellenreihe eine freiere Lage. Sie tritt daher weiter nach rückwärts hervor als cII1′ und verdeckt diese meist in geringerem Grade. Die beiden äusseren Bauchzellen schnüren sich transversal durch. Begann sich aber schon vorher bei der Teilung ihrer Schwestern Platzmangel fühlbar zu machen, für den vorübergehend ein Ausgleich geschaffen wurde durch Streckung der Elemente nach hinten, so sehen wir jetzt die Raumverhältnisse in der Ebene noch ungünstiger werden. Wie überall, wo es sich um Erzielung der kleinsten Flächen handelte, so beobachten wir auch hier das Zustandekommen der Rhombenbildung. Zuerst gewahrt man, wie die vorletzten Zellen cII1″ und γII1″ eine nach innen vertiefte Lage einnehmen, und nachdem auch cII2″ und γII2″ ihrem Vorgang gefolgt sind, finden wir in dem jetzt wieder abgerundeten Bogen abwechselnd ein Glied hoch und das nächste tief d. h. in der Furchungshöhle gelegen. Stark vorspringend erscheinen uns die Mittelzellen cII1′ und γII1′. Ihre fast versteckten Nachbarinnen bieten nur noch einen schmalen, schräg nach

aussen verlaufenden Streifen der Oberfläche dar. Nicht ganz so, wie die Mittelzellen, stärker aber als die äussersten, treten die dritten des Bogens, cII2′ und γII2′, hervor (Taf. I, Fig. 3^a, 4^a Taf. II, Fig. 5^a). Eine Zeit lang verbleiben sie so in ihrer dominierenden Stellung am hinteren Rande der Bauchspalte. Dann allmählich sieht man auch sie in das Innere hinabgleiten, und Schritt um Schritt nimmt das Ektoderm die aufgegebenen Positionen ein. Allen voran die Zellen xII, die über cII2″ und γII2″ und oft vorher schon teilweise über deren Mutterzellen cII2 bezw. γII2 hinwegtreten. Sie entfalten ihre Tätigkeit fortan am Rande der Bauchspalte und tragen wesentlich zu deren Verschluss bei (Taf. II Fig. 5^a—8^a).

Überall begegneten wir bisher lebhafter Zellenvermehrung, nur die beiden Geschlechtszellen machen, wie oben bereits angeführt, eine Ausnahme. Obwohl die Nachkommen der letzten somatischen Zelle D auf 8 herangewachsen sind, bleiben sie unverändert. Nichts deutet darauf hin, dass sie ihre Zahl vermehren wollen, und — ich betone nochmals — es tritt dieser Vorgang auch nicht ein, soweit sich der Embryo überhaupt untersuchen lässt. GI und GII sind jetzt weitaus die grössten Zellen. Mitten im Zentrum der Bauchseite gelegen, ragten sie im Stadium CII noch ansehnlich über das Niveau der übrigen Blastomeren hervor. Aber auch sie haben gleichwie der Doppelbogen das Bestreben, immer mehr in die Tiefe hinabzugleiten. Bald ist es die hintere, meist aber die vordere, die ihrer Schwester etwas voraneilt. Doch lange noch gehören Reste, besonders der hinteren, wenn auch in bedeutend vertiefter Stellung der Oberfläche an.

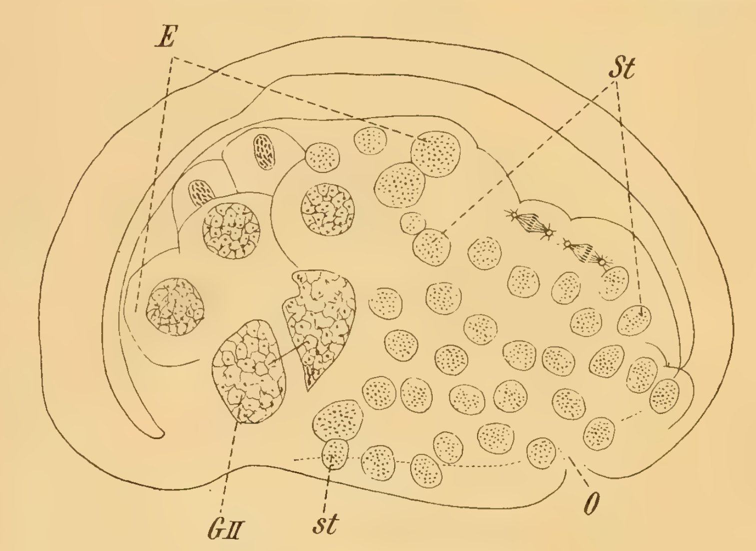


Fig. 4. Optischer Medianschnitt.

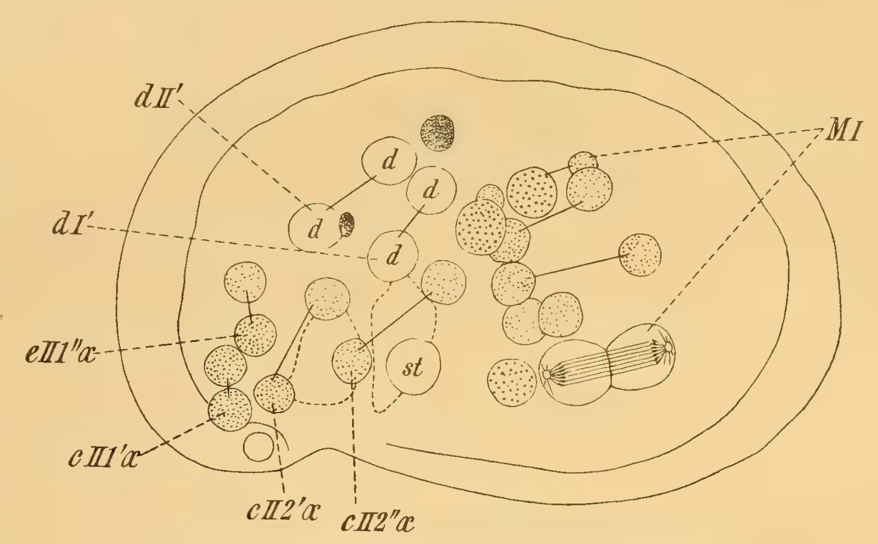


Fig. 5. Innere Zellgruppen der rechten Seitenregion.

Das Entoderm, dem bisher ein grosser Raum zur Verfügung stand, wird nun mehr und mehr auf einen bestimmten Platz gedrängt und zwar nach dem hinteren, oberen Teil der Bauchhöhle (Fig. 4). Dadurch geht auch seine letzte Beziehung zur Aussenwelt verloren. Einerseits das Versinken der Zellen an der Bauchspalte und besonders der Geschlechtszellen, andrerseits

die Einstülpung des Stomatodäums haben dies bewirkt. Von seinen 8 Zellen erwähne ich nur die beiden hintersten. Dieselben fügen sich zwischen die inneren Glieder der zersprengten D-Gruppe ein und vervollständigen gleichsam wieder den Bogen (Taf. II, Fig. 5ᵇ). Die Teilung der Darmzellen erleidet eine beträchtliche Verzögerung, sie kommen meist als letzte an die Reihe. Die Zahl der Familienglieder erhöht sich dadurch auf 16.

Entsprechend der Rhombenform mit ihrer Anordnung der 4 Blastomeren in zwei Etagen, kommt auch nach der Teilung der Mesodermzellen, die wiederum in der Längsrichtung erfolgt, eine 8zellige Doppelreihe jederseits zu stande. Nach hinten steht sie mit den Gliedern der D-Gruppe in scheinbar inniger Verbindung, gegenüber dem Stomatodäum und Entoderm bleibt jedoch ein feiner Spalt als Grenze bestehen (Fig. 3, 5 u. 6, Taf. II, 5ᵇ u. 7ᵇ).

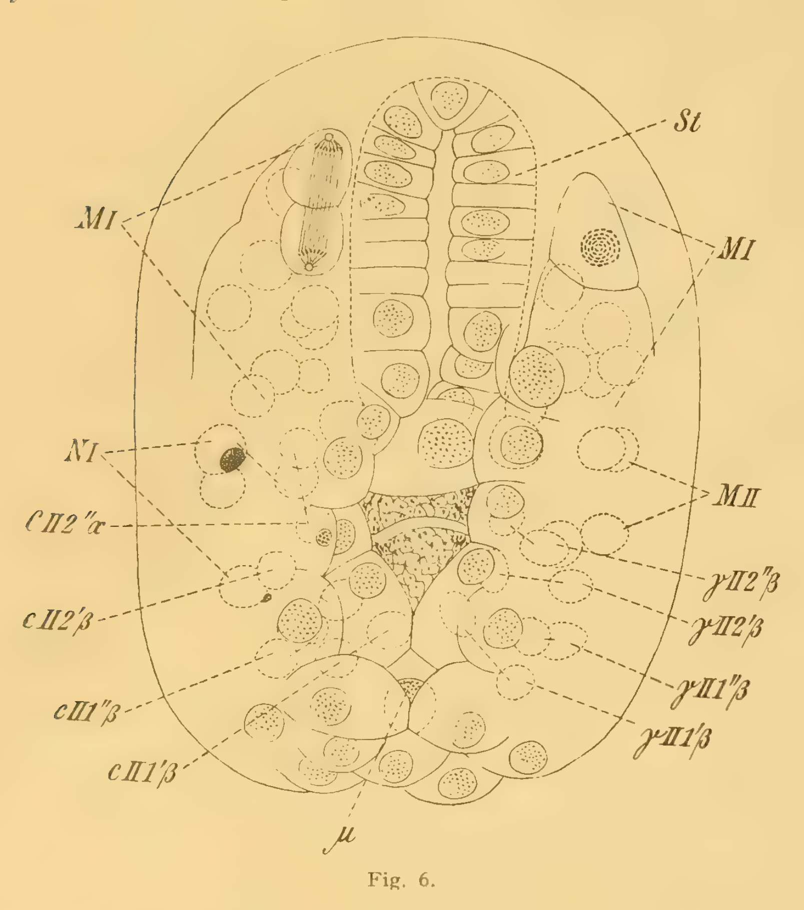


Fig. 6.

Von den 8 Zellen des Stomatodäums, die anfänglich einen Spitzbogen bildeten, schlossen sich die 4 vorderen zusammen und zeigten die Neigung in die Tiefe zu wandern. Diesem Verhalten passten sich alsdann auch die vorletzten stII1 und στII1 an. Hartnäckig behaupteten dagegen ihren Platz an der Oberfläche die beiden letzten durch ihre Grösse ausgezeichneten Stomatoblasten stII2 und στII2. Anfänglich in einiger Entfernung zur Seite der vorderen Geschlechtszelle gelegen, traten sie bei zunehmender Verengerung der Bauchspalte mit ihr in Berührung, um schliesslich sich in den beiderseitigen Fugen zwischen GI und GII einzulagern. Ein eigentliches Darüberschieben der 4 hinteren über die 4 vorderen Stomatoblasten und Bildung einer zweiten Etage, wie zur Strassen (4. pag. 94) beschreibt, tritt somit nicht ein. Die Teilung, die schon weit früher als die des Mesoderms einsetzt, erfolgt bei allen in der Richtung der embryonalen Längsachse (Taf. I, Fig. 2). Die Zunahme der Blastomeren führt zur Übereinanderlagerung und Bildung zweier Zellplatten, zwischen denen sich die klaffende Mundspalte einsenkt. stII2′ und στII2′, die vorderen Tochterzellen der hintersten Stomatoblasten, nehmen bald eine tiefere Lage ein, sie schliessen sich allmählich aneinander und bewirken dadurch eine Isolierung der Mundspalte, deren rückwärtigen Abschluss sie bilden. Die hinteren stII2″ und στII2″ halten vorerst noch an der Lage ihrer Mutterzellen fest — στII2″ meist etwas weiter nach vorn verlagert als stII2″, — um dann über der versinkenden GI gleichfalls in gegenseitige Berührung zu treten (Taf. II, Fig. 6ᵃ, 7ᵃ u. 8ᵃ). Schon jetzt aber sieht man vom Rande her das Ektoderm über sie hinwegwachsen und langsam verschwinden auch sie von der Oberfläche.

Orientierung.

Der Embryo besitzt jetzt, von oben gesehen, eine stumpf-elliptische, abgerundete Form. Die im Stadium CII noch bestehende Einbuchtung zur Seite der Schwanzzellen ist nahezu gänzlich geschwunden. Es ist dies im wesentlichen auf die Teilung der Grosszellen a zurückzuführen, deren untere Tochterzellen fast die ganze Lücke ausfüllen. Die Rückenfläche erweist sich als eine Wölbung, deren höchster Punkt in der Gegend der Kleinzellen a liegt. An dieser Stelle sieht man auch ohne scharfe Grenze die hellere Region der jetzt grösser erscheinenden Zellen des Hinterteils in die durch Verdichtung ihrer Elemente dunkler gefärbte vordere übergehen. Die Bauchseite ist flach, in der Mittellinie vertieft. Vorn lässt sie die Mundrinne erkennen, die von der Stirnseite aus einen beträchtlichen Einschnitt darstellt und ihre hintere Begrenzung durch die vorletzten und letzten Stomatoblasten findet; jenseits derselben am Boden einer Einsenkung die fast völlig verdeckten Geschlechtszellen, von denen meist nur noch ein Teil der hinteren durch die nahezu geschlossene Bauchspalte sichtbar ist. Gemäss der mittleren Vertiefung springt das Ektoderm am Rande der Bauchfläche wulstartig vor, was besonders von hinten aus zu erkennen ist. Die tiefste Position am Hinterende nahmen im Stadium CII die beiden mittleren Bauchzellen, cII1 und γII1, ein und zu Anfang des jetzigen die beiden inneren Tochterzellen derselben. Nach dem Versinken des Bogens traten dann die unteren Mikromeren an ihre Stelle. Ihnen reihen sich jetzt seitlich unsere bekannten Glieder des hinteren Ektodermrandes an, die somit unmittelbar an die Bauchspalte herangetreten sind, zunächst für kurze Zeit uyIIβ, welche aber bald wieder bei der zunehmenden Verengerung ausscheidet, dafür tritt dann ihre Nachbarin kbII ein, an die sich nach vorn xII anschliesst. Die ektodermale Begrenzung der Bauchspalte bis zum Stomatodäum wird durch 3—4 Blastomeren vervollständigt, die sich gleich xII soeben anschicken, die letzten Stomatoblasten von der Oberfläche zu verdrängen.

Am Schlusse unseres Stadiums gehören nur noch zwei Hauptgruppen der äusseren Hülle an, und sie allein vermögen den Anspruch auf Bezeichnung als ektodermale Glieder zu erheben. Die Nachkömmlinge von AB wurden stets als solche angesehen. Ebenso wurde bisher der Gruppe C dieses Recht eingeräumt, wie wir indes jetzt wissen in irrtümlicher Weise. Denn nur ihre als „Schwanzzellen“ bezeichnete Hälfte erkennen wir als ektodermal an und betrachten die andere, die „Bauchzellen“, als mesodermal.

Stadium CCII—CCCCII.

Das Ektoderm geht jetzt zur neuen Teilung über, es zeigt sich somit der Beginn des Stadiums CCII—CCCCII an. Wiederum sind seine Spindeln längsgestellt, wie es ja bei dem jetzt anfangenden Längenwachstum besonders zweckmässig erscheint, und wiederum teilen sich die Zellen des hinteren Randes zuletzt. Die Grosszellen a bekunden nichts abweichendes gegen-

über ihrem früheren Verhalten. Sie fallen nach wie vor durch ihre Grösse auf und stellen jetzt jederseits der Schwanzzellen eine langgestreckte Reihe von 4 Zellen dar. Von den 4 ka-Zellen teilen sich die vorderen karI und kaII in der Richtung der embryonalen Längsachse, die beiden hinteren nach vorn konvergierend. Sie bilden im Verein mit den y-Zellen die jederseits 8 Glieder zählen, einen die Schwanzregion fast völlig umschliessenden Gürtel. Die Lage von uyIIβ ist insofern von Interesse, als diese Zelle den unteren Abschluss der ga-Reihe bewirkt und gleichsam zu deren Verlängerung beiträgt (Taf. II, Fig. 8^b, 8^c u. 9). Das unterste Glied der 4-zelligen kb-Reihe, kbIIβ, nimmt jetzt die Stelle ihrer Mutterzelle am Rande der Bauchspalte ein. Die Grosszellen b scheinen uns gegenüber den Grosszellen a an Masse erheblich eingebüsst zu haben. Die Zelle xII teilt sich entsprechend ihrer vollkommen ventralen Lage longitudinal, dadurch ist ihren beiden Töchtern gleichfalls eine Position an der Bauchspalte gesichert. Ihre mehr seitlich gelegene Schwester xI bekundet den gleichen Spindelverlauf wie die Parallelreihen b und y. Es scheint mir, als wenn ihre Teilung eine ungleiche wäre. Wenigstens ist mir eine Zelle, die ich für ihre untere Tochter ansehe, in einer Reihe von Bildern durch ihren kleinen, leuchtenden Kern aufgefallen, den man im ersten Augenblick für einen Chromatinpunkt zu halten versucht wäre (Taf. III, Fig. 11).

Schon etwas früher als bei den Grosszellen a beginnt auch bei den Makromeren der Durchschnürungsprozess. Gleich jenen und gleich ihrer eigenen früheren Gepflogenheit teilen sie sich in der Längsrichtung. Sie erhöhen ihre Zahl auf je 4 und bewirken dadurch eine Streckung der wohlgeordneten Doppelreihe (Taf. II, Fig. 7^c).

Eigenartig verläuft wieder der Prozess bei den Mikromeren. Wir trafen sie zuletzt derart gestellt, dass die drei grösseren ein gleichschenkliges Dreieck bildeten, dessen nach oben gerichtete Spitze die median gelegene Zelle cI2′ und dessen Basis cI2″ und γI2″ darstellten. Vor der Mitte der beiden letzteren lag in vertiefter Stellung die kleine Zelle μ. Während sich jetzt die Glieder des Dreiecks bereits zur Teilung anschicken, zeigt die Zelle μ noch keine Lust dazu. Ihr Kern erscheint zu dieser Zeit geradezu minimal gegenüber denjenigen ihrer Geschwister. Die Zellen der Basis stellen ihre Spindeln radiär zum Mittelpunkte des Dreiecks ein. Ihre inneren Teilungsprodukte bleiben daher in Berührung, die äusseren dagegen divergieren. Die Zelle der Spitze teilt sich in der Querrichtung, ihre Töchter lagern sich zu beiden Seiten der Mittellinie. Gemäss der Formation der Makromeren nimmt die rechte eine höhere Lage ein als die linke (Taf. II, Fig. 8—10).

Nun beginnt eine bedeutende Epoche in der Gestaltung des Embryo, es vollzieht sich jetzt ein gänzlicher Umschwung in seinen Formen. Allmählich sehen wir die hellen Zellen der hinteren, oberen Region sich abplatten, wodurch sie noch wesentlich an Helligkeit gewinnen. Auf der Bauchseite hingegen macht sich das umgekehrte Verhältnis geltend. Hier finden wir Zellen in gedrängter Position besonders in quer über die Geschlechtszellen verlaufender Richtung. Die so erzielte Vergrösserung der Rücken- und Verkleinerung der Bauchfläche hat zur Folge, dass sich der Embryo nach der Bauchseite hin zusammenkrümmt. Gleichmässig mit diesen Vorgängen treten mächtige Zellverschiebungen auf, die unser bekanntes Zellenmosaik total und so rasch verändern, dass es die grösste Sorgfalt erheischt, wenn man sich zur Erläuterung der Bilder unsere bisherigen Feststellungen noch nutzbar machen will. Der Hauptantrieb zur ganzen Bewegung scheint von der kaudalen Region auszugehen. Wir fanden ihre Glieder zuletzt in reihenweiser, paralleler Anordnung, median die Doppelreihe, deren rechte

Seite stets höher lag, beiderseits flankiert durch je vier mächtige ga-Zellen und uyIIβ (Taf. III, Fig. 11). Jetzt tritt ein äusserst spannender Vorgang ein, dem wir bisher in ähnlicher Weise noch nicht begegnet sind. Entgegen dem Berthold-Plateauschen Gesetze sehen wir die stumpfen Berührungswinkel der Zellen der Doppelreihe medianwärts in spitze übergehen. Dadurch kommt ein inniges Ineinandergreifen der beiden Reihen zu stande. Immer länger strecken sich die keilartigen Zipfel, bis sie zuletzt gegen die in fester Stellung befindliche ga-Reihe der Gegenseite anstossen (Taf. III, Fig. 12[b] u. [c]). Aber auch jetzt ist der Prozess noch nicht beendet. Die fortgesetzte Plasmaströmung führt zu einer zunehmenden Verdickung der Spitze, bis zuletzt die Zellen eine bandförmige Gestalt erhalten. Wir sehen jetzt die Grosszellen a unverändert in ihrer alten Formation und dazwischen gleich Spangen von einer Reihe zur anderen hinübergreifend die ehemaligen Glieder der Doppelreihe (Taf. III, Fig. 13[a]).

Ich füge hier ein, dass zur Strassen (5) bereits früher einen ähnlichen Vorgang bei anderen Nematoden beobachtet hat. Er beschreibt ihn, wie folgt:

„Bei Nematoxys, Oxyuris, Angiostomum, Strongylus paradoxus und filaria beobachtete ich ein entsprechendes Auftreten grosser, flacher Rückenzellen, deren quere Grenzen zu einer gewissen Zeit eine Segmentierung des Körpers vorzutäuschen vermögen. Besonders klar kann man den Vorgang bei Strongylus filaria verfolgen. Hier trägt der schon kleinzellige und ventral gekrümmte Embryo auf seinem Rücken eine Doppelreihe von jederseits sechs riesigen, dunkelkörnigen, stark vorspringenden Zellen, deren Umfang sich nach dem Schwanzende zu allmählich vermindert. Indem diese Zellen sich ineinander schieben, kommt eine einfache dorsale Reihe grosser spangenförmiger Zellen zu Stande."

Zwei aus jener Zeit stammende Skizzen (Taf. IV, Fig. 14 u. 15), die den Embryo von Strongylus filaria vor und nach Ablauf des Prozesses darstellen, sind mir in gütigster Weise vom Herrn Verfasser für meine Arbeit zur Verfügung gestellt worden. Ich rechne es mir zur hohen Ehre an, sie der Öffentlichkeit übergeben zu dürfen, und spreche ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank aus.

Doch wie merkwürdig! Lag nicht stets die rechte Seite etwas höher als die linke? Erkannten wir dies nicht leicht an den höher gelegenen Kernen? Jetzt zwar finden wir die letzteren auch noch alternierend zu beiden Seiten, doch umgekehrt liegen die zur linken höher als die zur rechten. Wie erklärt sich dies? Ganz einfach dadurch, dass sie auf die entgegengesetzte Seite hinübergewandert sind. Sie waren es nämlich, die den aktiven Teil des ganzen Prozesses darstellten, während das Plasma eine passive Rolle zu spielen schien. Zunächst rückten sie aus ihrer seitlichen Stellung mehr oder weniger gleichmässig gegen die Mitte heran. Vor ihnen erweiterten sich die Zellen in der angegebenen Keilform. Mehrmals habe ich sie so auf ihrer Wanderung überrascht, während sie gerade im Begriff standen, die Mittellinie zu passieren; sie waren dann nahezu in einer einzigen Reihe gelagert (Taf. III, Fig. 12[b] u. [c]). Am vollkommensten zeigte sich der Vorgang in der achtzelligen Makromerengruppe, weniger ausgeprägt bei den 6 Mikromeren, besonders den beiden untersten, die, obwohl sie anfangs getrennt lagen, nachträglich in gegenseitige Berührung getreten sind. Auffallenderweise setzt sich der Prozess auch nach vorn hin fort — und hier macht sich ein Unterschied gegenüber zur Strassens Beobachtungen an Strongylus filaria geltend (Taf. IV, Fig. 14 u. 15). Ganz scharf endet dort die einzellige Rückenreihe, ja sie scheint sogar hier ihre grösste Stärke zu haben. — Zunächst beteiligen sich die Zellen kalIIβ und karIIβ und dann meist noch 3 oder

4 Ektodermzellen. Während man bei ersteren die Kerne regelmässig in seitlicher Stellung antrifft, bleiben sie bei letzteren in der Mittellinie liegen. Es wäre wohl nicht leicht, die einzelnen Zellen rasch und mit Sicherheit zu erkennen, wenn uns nicht ein gutes Hilfsmittel gegeben wäre und zwar in der Position der Zellen karIIα und kaIIIα. Ursprünglich nahe der Mittellinie gelegen, jedoch ohne gegenseitige Fühlung, wurden sie bei den beschriebenen Vorgängen mehr nach der Seite verdrängt, wo ihnen durch garIa resp. γaIIα der Weg versperrt war. Sie blieben daher in den Grenzfurchen liegen, welche die Doppelreihe von den ga-Zellen scheiden, und zwar an der Stelle, wo kaIIIβ und cI1′ aneinanderstossen. Da sie sich obendrein durch geringe Grösse auszeichnen und einen kleinen, aber stark markierten Kern besitzen, so sind sie unschwer zu erkennen (Taf. III, Fig. 11^b, 12^b, 13^a). Die beiden äusseren Enkelpaare der ka-Zellen nehmen an der allgemeinen Abplattung teil und gelangen dadurch zu grösserem Umfang. Sie vermögen sonach einigermassen ebenbürtig die ga-Reihe zu verlängern, die unter Zurechnung von uγII2 jetzt auf 7 Glieder gewachsen ist. Dieser Reihe schliessen sich nach aussen zu die übrigen 7 y an. Sie erscheinen jetzt infolge ihrer Abflachung gleichfalls in respektabler Grösse. Da sie eine ausgesprochene seitliche Lage einnehmen, so sehen wir mit der wachsenden Krümmung des Embryo ihre nach unten auslaufenden Spitzen gegen den Krümmungsmittelpunkt gerichtet. Dadurch aber erhält ihr Gesamtbild ein fächerartiges Aussehen (Taf. III, Fig. 13^e).

Für die Beurteilung der benachbarten b-Reihen habe ich keine völlige Sicherheit erlangt. Bezüglich ihrer untersten Glieder kbrIIβ und kblIIβ, welche seitlich von den Mikromeren cI2″ und γI2″ lagen, nehme ich an, dass sie ihre Stellung auch fernerhin behaupten. Ihre kleineren Schwestern vermag ich bei älteren Embryonen nicht recht wiederzuerkennen. Man sieht dann eine ganze Schar kleiner Zellen, die durch die herrannahenden y mehr und mehr zusammengedrängt werden. Die Grosszellen b fand ich bei jüngeren Eiern in der Vierzahl als grosse, deutlich sichtbare Zellen an der gewohnten Stelle. Bei älteren dagegen schienen sie sich von ihren kleineren Stammesverwandten losgelöst zu haben und gegen das Vorderende hin gewandert zu sein (Taf. III, Fig. 13^e). Wir lassen sie zunächst unbeachtet, um uns mit dem Ektoderm im allgemeinen zu beschäftigen, werden aber gelegentlich dabei auf sie zurückkommen.

Mit dem Eintritt der Krümmung des Embryo beobachteten wir eine Einengung der Zellen seiner Bauchfläche. Ihre vorher wohlgestalteten, hexagonalen Formen gehen dadurch in nahezu quadratische über. Wir finden so 5—6 mehr oder weniger gerade, längs verlaufende Reihen beiderseits der Mundspalte. Später sieht man die Zellen vielfach sogar breiter als lang werden. Die ursprünglich runden Kerne nehmen dadurch eine queroblonge Form an (Taf. III, Fig. 13^b). Die Bauchspalte, die wir zuletzt schon stark verengt fanden, kommt jetzt durch Aneinanderrücken der Zellen xIIα und xIIβ der rechten und linken Seite in der Mittellinie zum Verschluss. Rasch tritt auch das benachbarte Ektoderm über den letzten Stomatoblasten zusammen und verstärkt so die hintere Begrenzung der Mundspalte. Auffällig wird mir hier jedesmal eine links am hinteren Ende der Mundspalte gelegene grosse Ektodermzelle mit mächtigem Kern, deren nähere Bestimmung ich nicht zu ergründen vermochte. Sicher ist, dass sie ihre Spindel in der Längsrichtung einstellt etwas gegen die Mundspalte gewendet, und ferner, dass ihre Teilung zwischen meine Fig. 12^a und 13^b auf Tafel III zu verlegen ist. Ich nenne sie z. Da in Figur 13^b jedoch eine ähnliche Zelle mit grossem Kern in übereinstimmender Lage mit z

gefunden wird, so gehe ich wohl nicht fehl, sie als eine Tochterzelle derselben anzusprechen, und lege ihr daher, wenn ich auch die Unsicherheit zugeben muss, die Bezeichnung zII bei; denn ich vermute, dass ihre sicher kleinere Schwester nach vorn zu liegt, die dann zI zu benennen wäre.

Infolge der Zellabplattungen streckt sich das Hinterteil und erhält dadurch ein schmäleres Aussehen. Das Vorderende hingegen nimmt durch die fortgesetzten Zellanhäufungen an Dicke zu. Besonders in seinen Seitenteilen findet eine beträchtliche Übereinanderschiebung von Zellen statt. Es entstehen so vorspringende Lappen, die sog. Kopfwülste. Fassen wir diese jedoch genau ins Auge, so entdecken wir noch ungemein feine Zellen über ihnen. Sie sind sehr hell und stark abgeflacht, dadurch heben sie sich nur schwach von dem wegen seiner Dichtigkeit intensiv gefärbten Zellenlager ab. Sie werden am besten in der Ansicht von hinten oder vorn erkannt und stellen sich dann als kristallhelle, schmale, langgestreckte Sichelzellen mit spindelförmigen Kernen dar, die der Aussenseite der Kopfwülste auflagern (Taf. IV, Fig. 20[b] bei s). Es sind dies jene Zellen, welche zur Strassen (4. pag. 95) entdeckte und als vom sekundären Ektoderm abstammend annahm. Meine bisherigen Darstellungen lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, dass dies nicht der Fall ist. Sie gehören vielmehr alle dem primären Ektoderm an. Wir sahen ferner die Grosszellen b (Taf. III, Fig. 13[e]) wohl in Berührung mit der y-Reihe stehend, aber schon stark nach vorn verlagert. Eine kleine Verschiebung noch und ihre Lage würde alsdann der jener flachen Zellen entsprechen. Ich irre wohl nicht, wenn ich die Grosszellen b ihnen zurechne. Aber ausser diesen, deren Zahl zur Zeit 4 betragen muss, finde ich noch einige andere Zellen, besonders nach oben hin, die mit den gleichen Eigenschaften ausgestattet sind. Es müssen sich also, gleichwie in der Rückenreihe, auch seitlich derselben noch einige Ektodermzellen an dem Abplattungsprozess beteiligt haben.

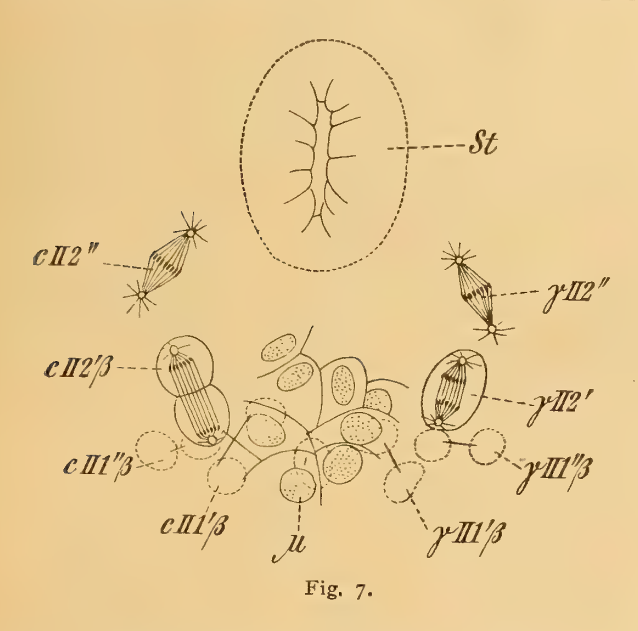


Fig. 7.

Wir wenden uns nun den inneren Zellgruppen zu. Noch vor Verschluss der Bauchspalte beginnen die Bauchzellen oder, wie wir jetzt sagen können, das Mesoderm III sich zu teilen. Seine Spindeln sind schräg aufwärts gerichtet, infolgedessen kommt es zu rhombischer Anordnung seiner Teilungsprodukte. Das vordere Zellenpaar jeder Seite kommt meist erst zur Durchschnürung, wenn die Bauchspalte geschlossen ist (Fig. 7 und Taf. II, Fig. 7[b]).

Hinter cII2″ und γII2″ eingefügt liegt die Zelle μ. Sie scheint sich allmählich zwischen ihre Nachbarinnen einzudrängen und deren vollständige Trennung herbeizuführen. Wie schon oben erwähnt, bleibt sie in ihrer Entwicklung gegenüber ihren Verwandten zurück. Lange nachdem jene ihre Teilung beendet haben, sieht man ihren Kern zu beträchtlicher Grösse heranwachsen. Leider vermochte ich sie nicht in Teilung zu finden und erkenne daher ihre Nachkommenschaft auf späteren Bildern nicht wieder. Berücksichtige ich jedoch ihre ektodermale Abstammung, ihr von Anfang an spezifisches Verhalten, ihre mediane Stellung genau unterhalb der letzten

Darmzellen, die sich sogar zu ihr herunter zu neigen scheinen, und zuletzt ihre gleich jenen sehr verspätete Teilung, so möchte ich es für sehr wahrscheinlich halten, dass aus ihr der After seine Entstehung nimmt.

Unsere bisherige D-Gruppe, das Mesoderm II, welches zuletzt jederseits des Darmes und der Geschlechtszellen eine 4-zellige Platte bildete, gelangt wieder sehr spät zur Teilung, ebenso der Darm. Beide erhöhen dadurch ihre Gliederzahl auf 16.

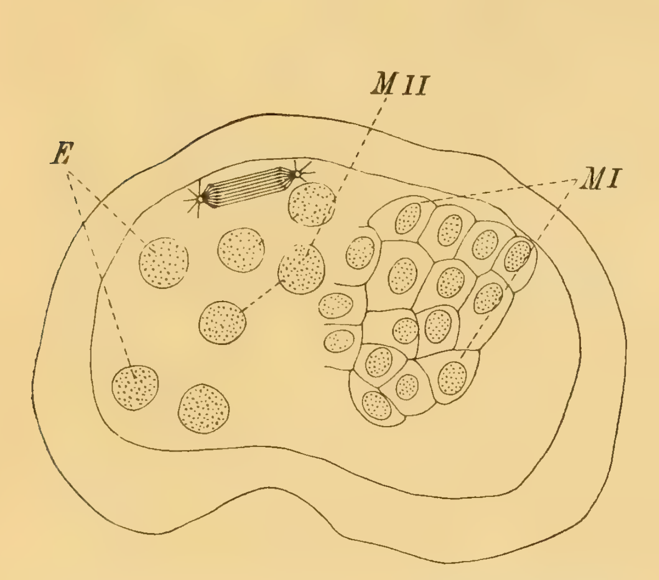


Fig. 8. Längsschnitt durch die rechte Seitenregion.

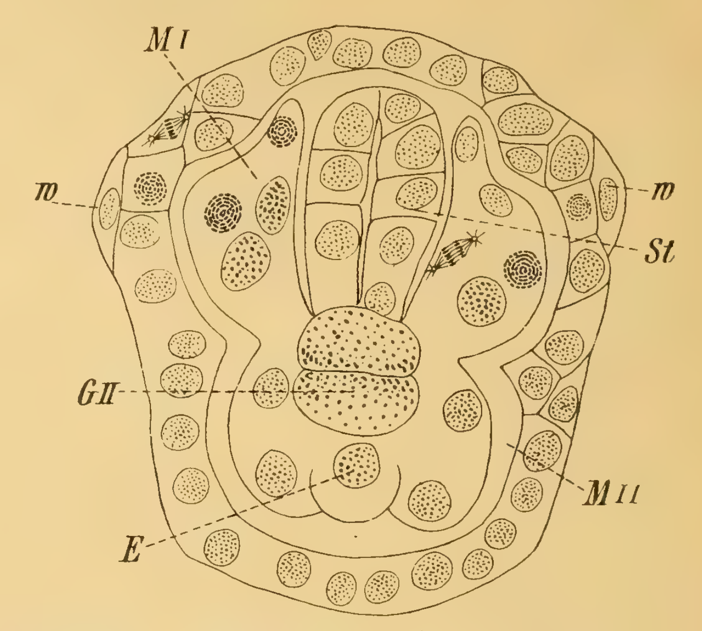


Fig. 9. Optischer Horizontalschnitt aus der Körpermitte. w = Kopfwulst.

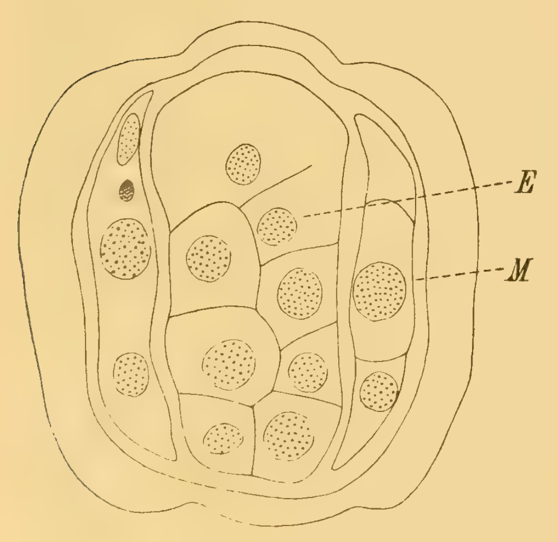


Fig. 10. Optischer Horizontalschnitt aus der Rückenregion.

Dem Mesoderm II schliesst sich nach vorn das Mesoderm I an. In Fig. 8 habe ich die durch erneute Teilung dichtgedrängte 16-zellige Platte der rechten Seite abgebildet, während M II noch in der Teilung zurück ist. Erleichtert schon diese zeitliche Differenz die Auszählung der Blastomeren, so wird dieselbe weiter dadurch wesentlich begünstigt, dass deutliche Räume der Furchungshöhle eine scharfe Begrenzung gegenüber dem Stomatodäum und dem Ektoderm erkennen lassen (Fig. 9, 10).

Mit der wachsenden Konzentration des Ektoderms hat auch die Mundspalte eine bedeutende Verengerung erfahren. Dieselbe schreitet von hinten nach vorn hin fort, bis zuletzt nur noch eine enge, trichterförmige Öffnung besteht, der Mund. Dieser liegt jetzt nicht mehr ventral, sondern genau am Vorderpol. Boveri (2, pag. 31) beschreibt den Vorgang in ähnlicher Weise. Dagegen steht die geschilderte Bildung des Mundes nicht im Einklang mit zur Strassens (6) Beobachtung an Bradynema rigidum, dass derselbe aus einer spontanen Einsenkung am Kopfende hervorgehe. Vielleicht verläuft der Vorgang dort anders,

oder ist auch das ungünstige Objekt nicht geeignet, denselben klar erkennen zu lassen. Da, wie bisher die beiderseitigen Stomatodäumsplatten an ihren Rändern zusammenstossen, so stellt sich uns jetzt das Stomatodäum als ein seitlich plattgedrücktes Rohr mit enger Eingangsöffnung dar, an das sich deutlich abgesetzt der Darm anschliesst (Fig. 11, Taf. III, Fig. 13g). Eine leichte Einschnürung kurz vor dem hinteren Ende des Rohres, die besonders deutlich von oben zu sehen ist, wie es Fig. 12 zeigt, führt zur Sonderung mehrerer offenbar zum Stomatodäum

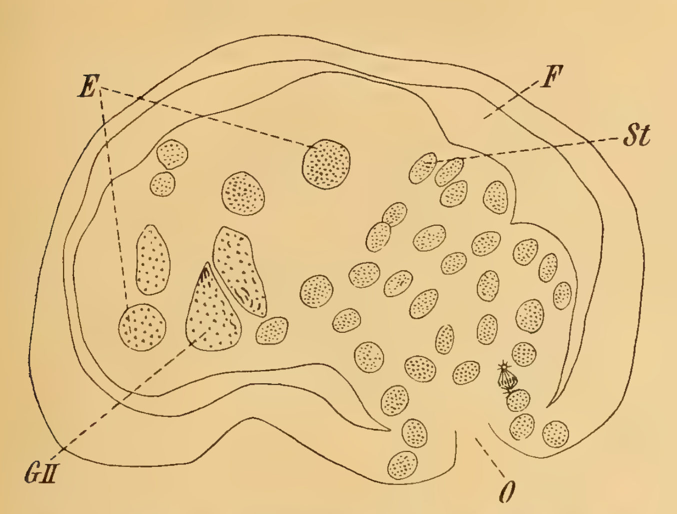


Fig. 11. Medianer Längsschnitt. Eine Platte des Stom. darstellend. O = Mund, F = Furchungshöhle.

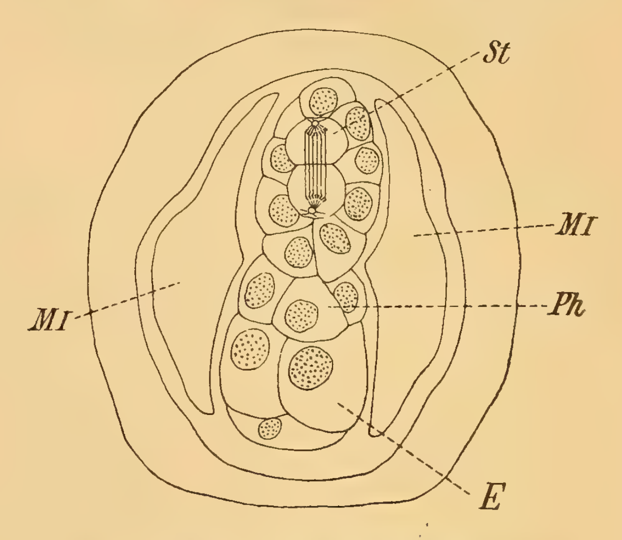


Fig. 12. Schnitt durch die Kopfregion; von vorn und oben. Ph = Pharyngealbulbus?

gehöriger Zellen. Es ist wohl anzunehmen, dass sich der Pharyngealbulbus aus ihnen entwickeln wird. Betrachten wir uns nun das Stomatodäum in seiner Gesamtheit (Fig. 11), so fällt uns sein ausserordentlicher Zellenreichtum auf, den wir nach unserer Schätzung nicht erwarten sollten. Statt 32 finden wir fast die doppelte Zahl. Worauf diese zurückzuführen ist, ob auf eine rasch sich wiederholende Teilung, an der aber bestimmt die letzten Stomatoblasten nicht teilgenommen haben, oder auf eine Vermehrung durch eingedrungene Ektodermzellen — worauf schon Boveri (2. pag. 30) hinwies —, vermag ich mit Sicherheit nicht zu entscheiden, da mir eine genaue Kenntnis der umgebenden Ektoblasten fehlt. Zweifellos senkt sich das Ektoderm etwas in die Mundspalte hinein, und es mag immerhin zur Bildung der vordersten Mundabschnitte Verwendung finden, vielleicht auch nur zur Auskleidung der Mundhöhle.

Die Geschlechtszellen sind weit ins Innere vorgerückt, die vordere befindet sich noch in höherer Position als die hintere. Nach vorn werden sie vom Stomatodäum, nach den Seiten vom Mesoderm II und III und nach oben und hinten vom sich über sie hinwegkrümmenden Darm begrenzt. Zufolge der gerade in der Gegend der Geschlechtszellen am meisten hervortretenden Raumbeengung finden wir sie jetzt etwas von vorn nach hinten zusammengedrückt. Ihre Kerne sind dann oft um das Mehrfache breiter als lang.

Einige der vorbeschriebenen Veränderungen werden uns besonders klar auf optischen Schnitten. Betrachten wir zunächst einen noch ungekrümmten Embryo im medianen Längsschnitt, so vermögen wir, gleichwie in der Dorsalansicht, einen Grössenunterschied zwischen den Zellen des Vorder- und Hinterteils festzustellen. Die Caudalregion mit ihren mächtigen Zellen tritt uns in beträchtlicher Stärke entgegen, dann verjüngt sich die Wand in der Gegend

der ka-Zellen, um gegen den vorderen Pol wieder ein wenig zuzunehmen. Die Rückenlinie ist schön gerundet. Die Bauchlinie dagegen weist eine leichte Schwingung auf. Von dem tiefsten Punkte am Hinterende, den Mikromeren cI2″β und γI2″β erhebt sie sich gegen die Geschlechtszellen und fällt dann allmählich ab bis zum tiefsten Punkte des Vorderendes. Rasch steigt sie wieder an und bildet den Mundausschnitt, in dessen Tiefe man bei exakter Tubuseinstellung die schmale Mundöffnung wahrnimmt. Stomatodäum und Mesoderm I nehmen zu dieser Zeit fast die Hälfte der Furchungshöhle ein, die uns auf Fig. 4 noch als schmaler Streifen zwischen Wand und Innengruppen sichtbar ist. Auf Quer-, sowie Horizontalschnitten tritt uns auch eine räumliche Scheidung der letzteren klar entgegen, besonders sind es die mesodermalen Platten, die sich dadurch scharf hervorheben (Fig. 9 u. 10, Taf. III, Fig. 13[d] u. [g]).

Vergleichen wir hiermit einen Embryo am Ende des Stadiums CCCCII, so können wir mancherlei Veränderungen feststellen (Fig. 11, Taf. IV, Fig. 16[b]). Am Medianschnitt bemerken wir die erhebliche Verdünnung der Schwanzzellen, auch die Rückenwand hat noch eine weitere Schwächung erfahren. Stark hingegen treten die beiden Pole und namentlich der vordere hervor infolge ihrer ansehnlichen Zellenschichtung. Besonders interessante Bilder bieten uns Querschnitte. An allen sehen wir starke Seitenwände, die bei Schnitten aus der Schwanzregion in umfangreichen Ecksteinen ihren oberen Abschluss finden. Es sind dies unsere bekannten Grosszellen a, die, wenn sie auch an der Abflachung teilgenommen haben, dank ihrer ursprünglichen Grösse noch eine ansehnliche Dicke aufweisen. Dazwischen fügt sich in zierlichem Bogen die dünne Rückenwand ein. Die Grenze markiert sich durch eine der Grössendifferenz der benachbarten Zellen entsprechende Einsenkung. Da die Anordnung der Blastomeren in der Längsrichtung aber eine genau reihenweise ist, so finden wir in der Dorsalansicht jederseits der Rückenzellen eine Furche, die schwach am Hinterende beginnt, ihre grösste Stärke in der Makromerengegend erreicht und seicht im Vorderende verläuft (Taf. III, Fig. 13).

Stadium CCCCII—DCCCII.

Ohne auffällige Ruhepause sehen wir das primäre Ektoderm zur nächsten Teilung schreiten, und setzen wir eine gleichmässige Vermehrung auch der übrigen Zellgruppen voraus, so würden wir jetzt allmählich zu einem schätzungsweisen Bestande von 802 Zellen gelangen. Noch bevor dieser ganz erreicht ist, hat der bisher nur leicht gekrümmte Embryo durch fortgesetzte Streckung eine ausgesprochene Wurmform angenommen. Zunächst fällt dieselbe vorwiegend am Hinterteil auf, während das Vorderende seine verdickte Form beibehält. Dadurch kommt vorübergehend eine Kaulquappenform zu stande (Taf. IV, Fig. 19[a]). Die Verlängerung des Hinterteils vollzieht sich auf Kosten seines Umfanges. Die beiderseitigen y-Zellen erstreben nach unten hin eine Annäherung. In gleichem Masse verschmälert sich die ventrale Ektodermplatte, bis sie schliesslich eine einzige, allerdings 2—3-schichtige Zellreihe darstellt. Über dieser scheinen mir, wie in Fig. 20[a] auf Tafel IV abgebildet, zunächst die Spitzen der gegenseitigen y-Zellen miteinander in Verbindung zu treten. Dadurch erhält der Embryo besonders an der Bauchseite ein geringeltes Aussehen. Es fällt dies schon am lebenden Embryo auf und auch

Hallez (3) erkannte richtig diese Tatsache, wie seine Fig. 79 und 80 Pl. III beweisen. Ob es zu einer innigen Berührung der y-Zellen in der Mittellinie kommt, vermag ich nicht anzugeben, obwohl mir dieselbe sehr wahrscheinlich ist. Das bisherige Hinterteil steckt jetzt bis auf ein kleines Stück gleichsam in einem Rohr, welches von der dorsalen Schwanzzellen-, den seitlichen ga- und den ventralen y-Reihen gebildet wird. Eine bedeutende Längsstreckung wird nun dadurch erzielt, dass diese sich in der Querrichtung verkürzen und dafür in die Länge ausdehnen. Hiermit ist natürlich auch eine Verschmälerung des Körpers verbunden. Da in der Folge die Entwicklung des Vorderteils bei zunehmender Dichtigkeit seiner Elemente nur eine geringgradige bleibt, so nehmen die das Rohr bildenden Blastomeren den grössten Teil der Körperoberfläche ein. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie als Bildner der Haut, wenn auch vielleicht nur des grössten Teiles derselben, aufzufassen sind, und will ich sie daher als „Dermatoblasten" bezeichnen. Die Frage, inwiefern auch andere Zellpartien auf diese Benennung Anspruch erheben können, vermag ich nicht zu entscheiden, obwohl ich vermute, dass die hellen, flachen Zellen an der Seite des Kopfes, wozu ich unter anderen auch die Grosszellen b rechnete, als Bildner der Kopfhaut in Betracht kommen. Ebenso sind vielleicht am Hinterende noch die eine oder andere Zellgruppe (kb?) an der Hautbildung beteiligt.

Wegen der Anhäufung der Blastomeren ist es nicht möglich am Vorderende volle Klarheit über die Verhältnisse zu gewinnen. In Fig. 20ª, Taf. IV, fällt uns auf der Ventralseite wieder eine Zelle mit mächtigem, vor der Teilung stehendem Kern auf, die in Lage und Aussehen völlig der oben als zII bezeichneten entspricht. Ein Unterschied besteht nur insofern, als wir sie hier innerhalb eines Kreises von 5 Zellen halbverdeckt in vertiefter Stellung erblicken, während jene eine freie Lage besass. Es hat fast den Anschein, als wenn sich eine Öffnung bilden wollte. Entsteht etwa hier der Excretionsporus?

Immer länger wird der Embryo, und, indem nun auch das verdickte Kopfende schlankere Formen annimmt, finden wir ihn bald kreisartig innerhalb der Eischale aufgerollt, so dass das zugespitzte Vorder- und Hinterende sich berühren (Taf. IV, Fig. 21). Genau am Vorderpol liegt die Mundöffnung, die eine bedeutende Verengerung erfahren hat. Infolge der Längsstreckung sehen wir die dichtgedrängten Zellen des Kopfendes spindelförmig ausgezogen mit längs gerichteten Kernen. Eine schmale Reihe von gleichgestalteten, kleinen Zellen an der Bauchseite leitet zu einer etwas stärkeren kleinzelligen Gruppe am Hinterende hinüber. Aber noch bedarf es einer Verlängerung des Embryo um die Hälfte seiner Grösse, bis wir die Anzeichen für eine erneute Teilung in der grosszelligen Region erblicken und zwar merkwürdigerweise diesmal zuerst in der ga-Reihe, während diejenige der y noch zögert. Wie sich erwarten lässt, sind die Spindeln überall längs gestellt. Während es schwierig ist die dorsalen Blastomeren wegen ihrer Feinheit genau zu bestimmen, lassen sich die ga- und y-Reihen noch deutlich mit ihren je 7 Gliedern erkennen (Taf. IV, Fig. 22).

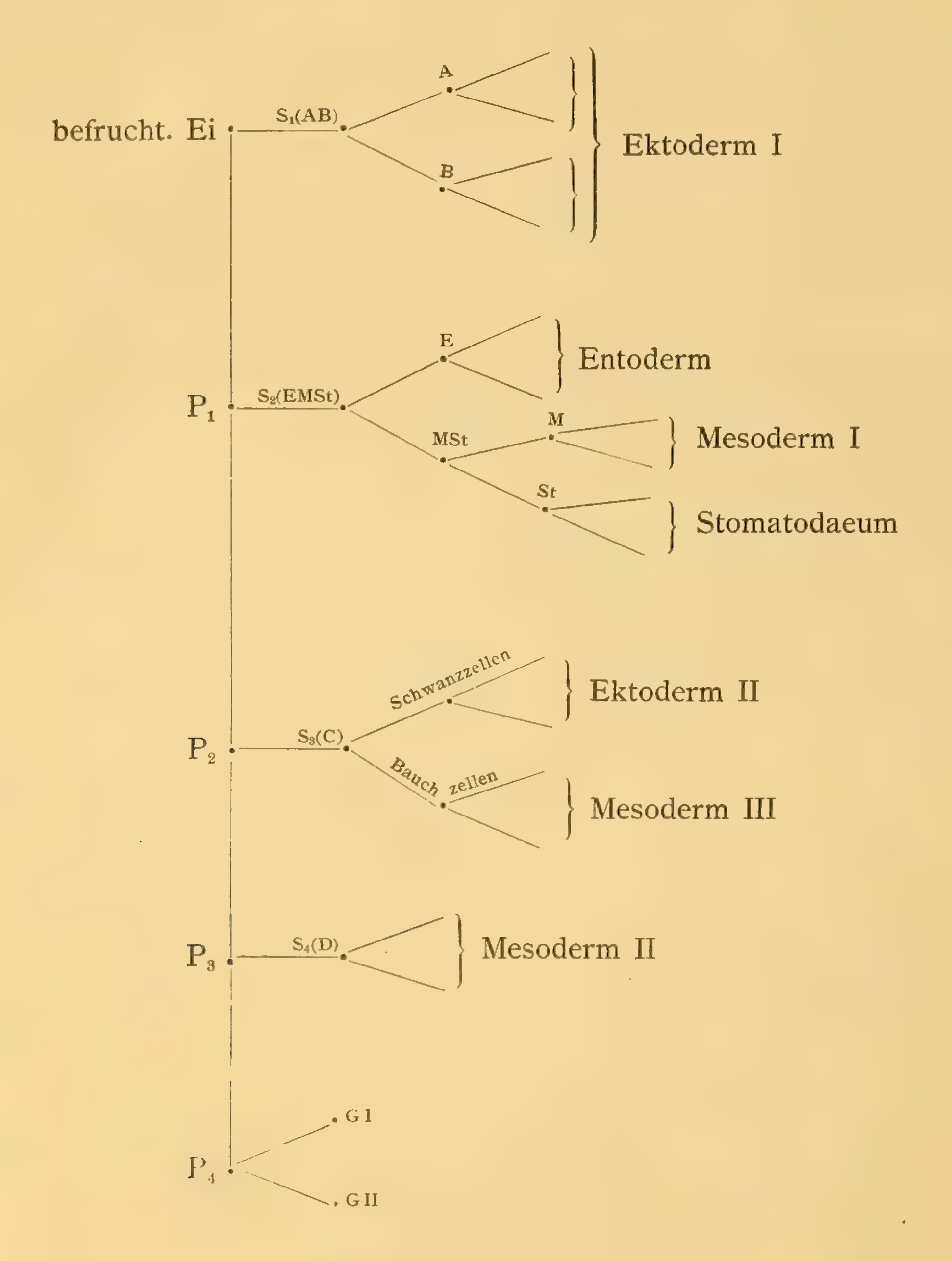
Mit der beschriebenen Längsstreckung haben natürlich auch die inneren Zellgruppen gleichen Schritt gehalten. Das Mesoderm III scheint jetzt jederseits der Medianlinie eine gerade, einfache Reihe von 8 Zellen zu bilden (Taf. IV, Fig. 20ª). Die drei Mesodermgruppen erleiden eine starke Abplattung, ihre Zellen ziehen sich zu langen Spindeln aus. Da sich die Kerne der Makromerenreihe in seitlicher Stellung befinden, die Rückenfläche aber stark gewölbt ist, so treten uns bei der Ansicht von oben häufig zuerst mesodermale oder entodermale Kerne entgegen, die leicht zu Verwechslungen führen können.

Die Geschlechtszellen liegen, nachdem der Embryo vollständige Wurmform angenommen hat, an der Grenze des zweiten und letzten Drittels der Körperlänge. Noch treten sie stark hervor, aber ihre Grösse hat merklich gegen früher abgenommen.

Darm und Schlund sind gleichfalls lang gestreckt, ihre Berührungsstelle fällt ungefähr mit der Grenze des 1. und 2. Drittels zusammen.

Die Kopfwülste sind um diese Zeit nicht mehr zu erkennen. Der Kopf ist gleichwie der übrige Körper drehrund. Er erscheint etwas stumpfer als das Schwanzende (Taf. IV, Fig. 22).

Zum Schlusse gebe ich das bisherige Entwicklungsschema in der durch meine Untersuchungsergebnisse veränderten Form wieder.



Beitrag zur Teratologie.

Die normale Entwicklung der Askaridenembryonen verläuft stets in der geschilderten Weise. Ich hatte Gelegenheit sie an einer grossen Zahl von Eiern, die verschiedenen Individuen entstammten, nachzuprüfen. Wie schon oben erwähnt, findet man jedoch häufig solche, die ganz auffällige Abweichungen von der Norm verraten. Es können hierbei die sonderbarsten Dinge eintreten. Einzelne Zellgruppen entwickeln sich fast selbständig für sich, während andere in der Bildung zurückbleiben. Dabei kann es zu gänzlich unzeitigen Teilungen kommen, sowohl zu späten als auch oft zu frühen. Daraus ergaben sich dann die mannigfachsten Bilder. Ausserdem führen besonders jüngere Eier eine Fülle verräterischer Chromatinbrocken mit sich. Die Nichtauflösung der letzteren bekundet offenbar eine stark verminderte Arbeitsenergie, ein Unvermögen die definitive Ordnung innerhalb des Zellleibes zustande zu bringen. Es ist erklärlich, dass solche Eier meist nur auf niedrigen Entwicklungsstufen angetroffen werden, sie sind einfach zurückgeblieben und stehen vor ihrem Untergang. Häufig findet man so sämtliche Eier eines Wurmes verändert. Als Ursache sind wohl innere Umstände anzunehmen. Da die resistenten Hüllen einen vorzüglichen Schutz gewähren und selbst in hochprozentigem Alkohol, wie Boveri fand, eine noch treffliche Entwicklung ermöglichen, ferner unter gleichen Bedingungen sich gut entwickelte Eier des einen Individuums neben fehlerhaften eines anderen finden, so können wohl äussere Einflüsse nicht in Frage kommen. Wir haben es mit einem Krankheitszustand zu tun. Stellen wir uns nun vor, die krankmachende Ursache habe nicht so intensiv auf die Eier eingewirkt, ihre Zelltätigkeit sei nur eine verlangsamte geworden, werde aber sonst in korrekter Weise vollführt, so liegt eine blosse Schwäche vor. Es ist leicht denkbar, dass diejenigen Zellen stärker betroffen werden, die noch die grössere Arbeitsleistung zu vollbringen haben. Als solche sind natürlich die Stammzelle nebst ihren nächsten Verwandten anzusehen, die wegen ihrer Masse und ihres Chromatinreichtums ganz anderen Kraftaufwandes bei ihrer Teilung bedürfen als z. B. das kleinzellige Ektoderm. Derartige Eier werden daher als Charakteristikum eine auffallend späte Durchschnürung der jüngeren Zellgruppen aufweisen gegenüber dem schon vorgeschrittenen Ektoderm. Daraus können nun gewisse Störungen resultieren, die nur dem Eingeweihten noch kenntlich werden. Es hat auch nichts merkwürdiges an sich, dass diese Erscheinung, die die geringste Abweichung vom normalen Zustande darstellt, mit einer besonderen Regelmässigkeit in ganzen Eierklumpen wiederkehrt.

Der Zufall wollte es, dass ich an solchen Embryonen meine Untersuchungen begann. Ich hielt sie zuerst für normal. Denn, so viele ich auch ansah, stets fanden sich die gleichen Bilder. Als ich aber dann an die Analyse höherer Stadien herantrat, standen diese im offenbaren Widerspruch hierzu. Ich vermochte nicht aufklärende Zwischenbilder zu erlangen und versuchte, ob ich sie vielleicht unter den Eiern eines anderen Wurmes fände. Aber siehe da, hier lagen die Verhältnisse ganz anders, und Nachprüfungen an Embryonen einer weiteren Anzahl von Würmern ergaben übereinstimmend das gleiche. Als dadurch die Richtigkeit meiner ersten Feststellungen in Zweifel gezogen wurde, sah ich mich veranlasst nach Aufklärung zu suchen. Eine Betrachtung jüngerer Stadien desselben Wurmes liess diese klar als krank erscheinen, während andrerseits die Bilder sehr hoher Stadien wieder mit denen von Eiern der übrigen Würmer übereinstimmten und folglich als gesund gelten mussten. Mit der Erkenntnis dieser Tatsachen glaube ich auch des Rätsels Lösung gefunden zu haben. Offenbar hatte die Krankheit einen hemmenden Einfluss auf die Entwicklung der Eier ausgeübt. Nur den vollkräftigsten, ohne Zweifel den ältesten, d. h. aus dem Endteil des Uterus stammenden, war es gelungen sich zu normalen, hohen Stadien zu erheben. Die anderen blieben auf mehr oder weniger niedrigen Stufen stehen. Eine Anzahl blieb vollständig im Wachstum zurück, eine andere vermochte sich zwar zu entwickeln, aber nur langsam und in fehlerhafter Weise. Diese letztere Kategorie ist es, der im nachstehenden einige Worte gewidmet werden sollen.

Wie schon gesagt, sind es Teilungsverzögerungen der Stammzelle und ihrer nächsten Verwandten bei vorgerücktem Stande des Ektoderms, die uns auffällig werden. Als unmittelbare Folge stellen sich aber notgedrungen Störungen in der Gastrulation ein, denn die Verengerung der Bauchspalte ist bereits zu weit vorgeschritten. Sehen wir uns z. B. Taf. V, Fig. 23^{a-c} an. Das Ektoderm 1 geht bereits zur Teilung auf 128 Blastomeren über. Die Geschlechtszellen befinden sich gleichwohl noch in stark vorspringender Lage. d und ꝺ haben die Spindeln eingestellt, und ist ihnen wohl infolge ihrer Masse das Eintreten in die Furchungshöhle erschwert. Am merkwürdigsten jedoch verhält sich der Bauchzellenbogen. Seine äusseren Glieder liegen in normalen Eiern anfänglich stets etwas höher als die inneren. Nach dem Versinken des D-Bogens treten sie dann nach vorn an G II heran. Dies ist hier unmöglich. Die Grösse der Zellen d und ꝺ ist ihnen ein unüberwindliches Hindernis. Aber unaufhaltsam drängt das Ektoderm heran, und nun ist der Weg verlegt. Der Bogen krümmt sich daher nach oben um die Schwanzzellen herum und dies wird noch deutlicher bei der Teilung, die jetzt nach oben parallel zur Mittellinie erfolgt. c II 1 und γ II 1 stellen zwar die Spindel regelmässig schräg nach vorn und aussen ein, aber wie sich aus Fig. 24^{c}, Taf. V, erkennen lässt, erfahren ihre äusseren Tochterzellen c II 1″ und γ II 1″ abermals eine Verlagerung nach hinten und oben. Die Makromeren sind geteilt und zählen vier. Die Mikromeren teilen sich in der üblichen Weise. Die Durchschnürung der unteren y-Zellen hingegen ist eine ungleiche. u y I ist umfangreicher als ihre untere Schwester und drängt sich in ihrer ganzen Breite zwischen die Grosszellen a und b ein. Deren Berührung wie im normalen Zustand, unterbleibt. Es rührt dies gewiss daher, dass u y resp. ihre Töchter nicht auf ihren richtigen Platz zu gelangen vermögen.

Es leuchtet auf den ersten Blick ein, dass eine Umformung in den normalen Zustand ausgeschlossen ist, und wird dies besonders durch Nachprüfung eines höheren Stadiums, wie es in Fig. 24^{a-d}, Taf. V, gegeben ist, erwiesen. Zu diesem Zwecke empfiehlt es sich, den etwa gleichaltrigen Embryo auf Taf. III, Fig. 11, hiermit zu vergleichen. In Fig. 24 hat das Ektoderm

bereits einen Bestand von 128—256 Zellen, die Makromeren sind auf 8 herangewachsen, und die Mikromeren stehen schon in Teilung; dennoch ist kein wesentlicher Fortschritt an der Bauchspalte zu bemerken. Ebenso stark noch ragen die Geschlechtszellen und namentlich die hintere hervor. Nur d und ծ haben sich geteilt und ihre äusseren Tochterzellen sind teilweise in die Furchungshöhle getreten. Es macht den Eindruck, als hätte es erst einer Verschmälerung des gewaltigen Zellleibes bedurft, die ja durch die Teilung erzielt wurde, um das Eindringen in das Innere zu ermöglichen. d II und ծ II sind unverdeckt und berühren sich noch in der Mittellinie, während sie sonst um diese Zeit schon längst in den Seitenteilen der Furchungshöhle versteckt liegen. Der Bauchzellenbogen mit seinen 8 Blastomeren ist noch ebenso nach oben gekrümmt, wie in dem vorbeschriebenem Stadium. Das Interessanteste aber finden wir bei den Mikromeren. Dem Beispiel des Doppelbogens folgend, unterlässt auch die Zelle μ ihre Wanderung, und sie teilt sich soeben mit ihren Geschwistern, was wir von ihr nicht gewöhnt sind. Im übrigen machen derartige Eier einen vollkommen gesunden Eindruck. Gleichwohl unterliegt es keinem Zweifel, dass ihre Lebensdauer nur auf die embryonale Entwicklungszeit beschränkt ist.

Literatur.

1. Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala, nebst Bemerkung zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden.
   In: Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. VIII. 1892.
2. — Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse.
   Aus: Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer. Jena 1899.
3. Hallez, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques nématodes. Paris 1885.
4. zur Strassen, Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala. Archiv für Entwickelungsmechanik, III. Band, 1. u. 2. Heft. 1896.
5. — Entwicklungsmechanische Beobachtungen an Ascaris. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 1895.
6. — Bradynema rigidum. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band LIV. 4. Heft. 1892.
7. Zoja, Untersuchungen über die Entwickelung der Ascaris megalocephala. Archiv für mikroskopische Anatomie, Band XLVII. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Farben:

gelb = Ektoderm I,
englischrot = Ektoderm II,
rotblau = Mesoderm I,
braun = Mesoderm II,
weinrot = Mesoderm III,
hellblau = Entoderm,
grünblau = Stomatodäum,
weiss = Geschlechtszellen.

Tafel I.

Stadium CII—CCII.

Fig. 1 a—d. Embryo von oben (a), unten (b), hinten (c) und der rechten Seite (d). Die Teilung des Ektoderms I nähert sich dem Ende. Grosszellen a und b in Teilung. Kleinzellen a und b noch ungeteilt. D-Zellen am Versinken.

Fig. 2. Vom Bauche gesehen. Kleinzellen b und Stomatodäum in Teilung.

Fig. 3 a. Von der Ventralseite kb, letzte Stomatodäums- und Bauchzellen durchschnüren sich. Letztere bilden einen Spitzbogen D-Zellen schon stark versunken, und bei

Fig. 3 b, welche die Innengruppen darstellt, in loser Verbindung. Mesoderm I teilt sich.

Fig. 4 a—d. Embryo vom Bauche (a), vom Rücken (b), von hinten (c) und rechts (d). Ektoderm I schliesst seinen Teilungsprozess ab. ka-Zellen haben die Spindel eingestellt. Bauchzellen sind geteilt und mit jungen Kernen versehen, gehen eben zur Rhombenbildung über. Zelle γ I 2′ = μ vertieft.

Tafel II.

Stadium CCII—CCCCII.

Fig. 5 a. Vom Bauche gesehen. Ektoderm I in starker Teilung. D-Zellen verschwunden, Bauchzellenbogen wieder abgerundet. μ beginnt ihre Wanderung.

Fig. 5 b. Innengruppen. D-Zellen der rechten und linken Seite getrennt.

Fig. 6. a von unten, b von hinten. Etwas älter. x und y teilen sich. Vorletzte Stomatodäumszellen stark genähert. Makromeren geteilt.

Fig. 7 a. Vom Bauche gesehen. x und y in Teilung, ebenso Makromeren und einige Stomatodäumszellen. Zelle μ hat ihre Wanderung beendet.

Fig. 7 b. Von hinten.

Fig. 7 II. Innengruppen eines ungefähr gleichaltrigen Eies. D-Zellen rhombisch geordnet. Bauchzellen beginnen sich zu teilen.

Fig. 8 a—c. Von unten (a), oben (b) und hinten (c). Stomatodäum hinten geschlossen. Gross- und Kleinzellen a und b in Teilung, desgleichen Mikromeren, ausser μ.

Fig. 9. Von rechts gesehen. Ebenso

Fig. 10. Region der Bauchspalte. Mikromeren teilen sich, ausser μ. Letztere zwischen die Zellen c II 1 und γ II 1' eingelagert.

Tafel III.

Stadium CCCCII.

Fig. 11 a—d. Embryo vom Bauche (a), vom Rücken (b), von hinten (c) und rechts (d). Ektoderm in Ruhe Bauchzellen-Mesoderm III in der Furchungshöhle verschwunden. Beginn der Krümmung. Obere und seitliche Zellen des Hinterteils erscheinen stark vergrössert.

Stadium CCCCII—DCCCII.

Fig. 12 a—c. a von unten, b von oben und c von hinten. Ektoderm I beginnt sich zu teilen. Bauch- und Mundspalte stark verengert, beide durch Ektodermzellen von einander getrennt. Einschiebung der Schwanzzellen beginnt. Zellen des Hinterteils noch grösser erscheinend als in 11.

Fig. 13 a—g. a vom Rücken, b vom Bauch, c von hinten, d optischer Querschnitt durch die Gegend der Geschlechtszellen, e von rechts, f von vorn, g optischer Querschnitt durch die Gegend der Mundöffnung. Bildung der Kopfwülste (w). Rückenzellenreihe wohl geordnet, ihre Grenzfurchen stark ausgeprägt. y-Zellen fächerartig gereiht, sind nach unten durch eine Anzahl grosser flacher Zellen begrenzt, unter denen die 4 Grosszellen b zu suchen sind. Letztere scheinen von den k b-Zellen getrennt zu liegen. Von ihnen wird eine Anzahl kleiner, vermutlich ektodermaler Blastomeren verdeckt (punktierte Kerne). Mundöffnung verengt. Bauchspalte geschlossen.

Tafel IV.

Fig. 14. Embryo von Strongylus filaria (nach zur Strassen) von links, nicht ausgezeichnet. Schwanzzellen 2-reihig.

Fig. 15. Ebenso (nach zur Strassen) von rechts. Schwanzzellen einreihig.

Fig. 16 a—b. Askaridenembryo, a von rechts, b optischer medianer Längsschnitt; die Grenzsphäre zwischen Stomatodäum und Ektoderm, die ich weder dem einen noch dem anderen sicher zurechnen kann, ist farblos gehalten.

Fig. 17. Von rechts und etwas von oben. Beginn der Kaulquappenform.

Fig. 18. Embryo nach dem Leben gezeichnet, weist deutlich eine Ringelung auf. Die rundlichen Körperchen sind lichtbrechende Dotterkugeln.

Fig. 19 a—c, a von rechts, b von oben und hinten, c optischer Horizontalschnitt der gleichen Stellung. Kaulquappenform.

Fig. 20 a, b. a vom Bauch (etwas gedrückt, um die Querringelung zeigen zu können). Die beiderseitigen y-Zellen fast in Berührung. b. Optischer Querschnitt durch die Kopfregion. w = Kopfwülste, s = helle, sichelförmige Zellen.

Fig. 21. Von rechts. Wurmform; Mundöffnung sehr stark verengt, Kopfwülste verschwunden.

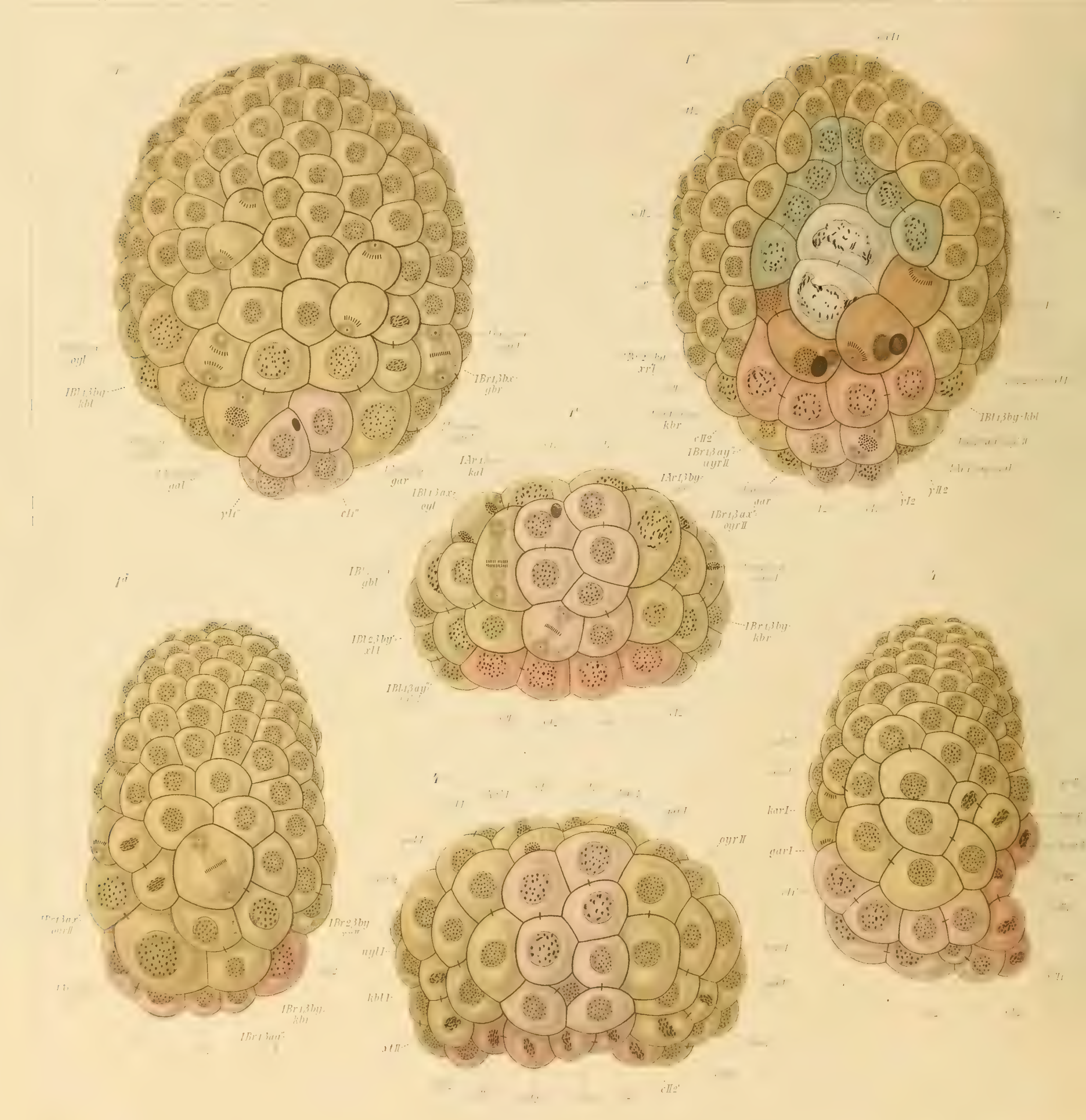
Fig. 22. Von links, $1^1/_2$ mal aufgerollt. Der versteckte Schwanzteil ist durch Punktierung kenntlich gemacht. Reihe der Grosszellen a in Teilung.

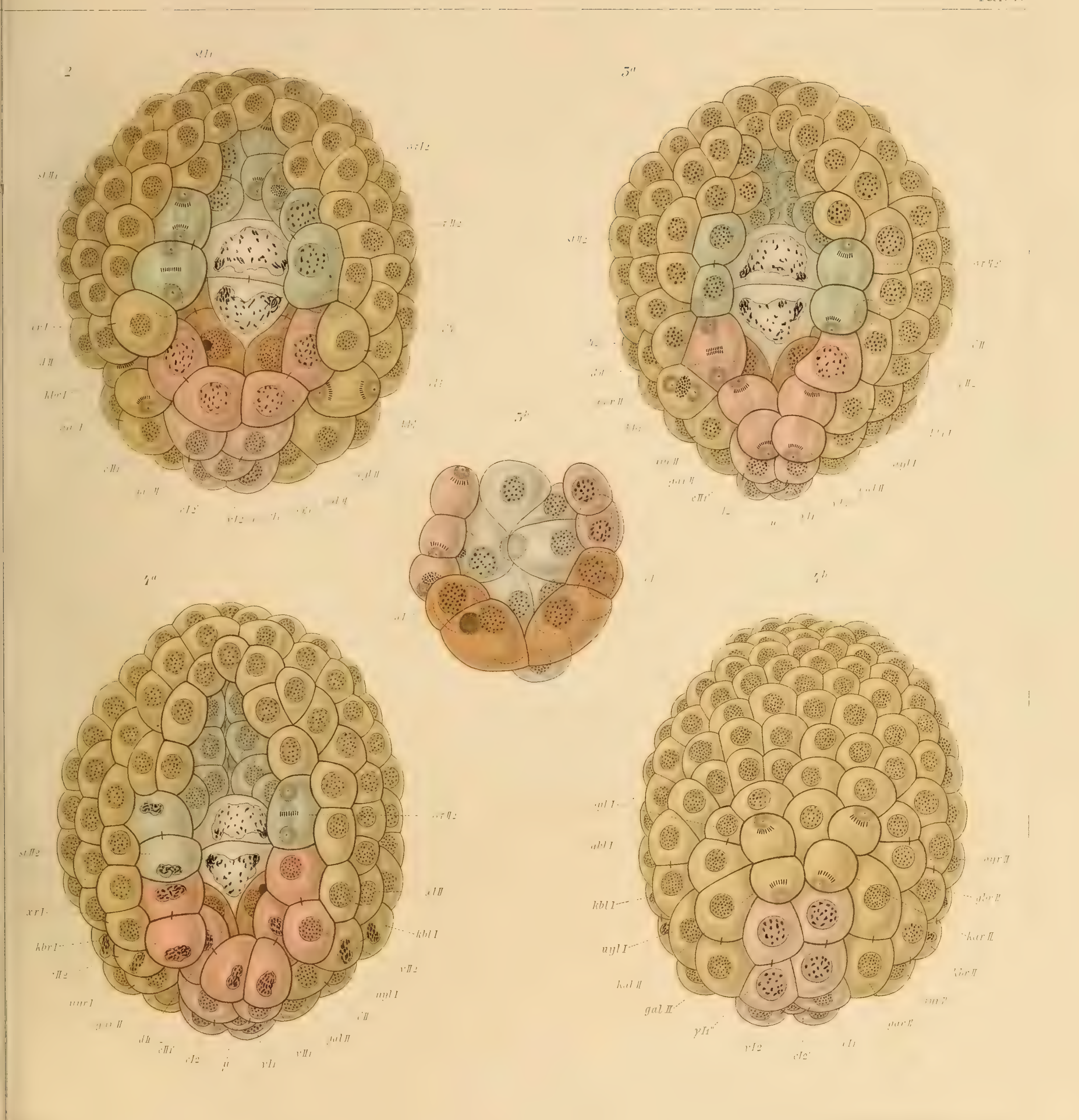
Beitrag zur Teratologie. Tafel V.

Fig. 23 a—c. Embryo im ca. 102-zelligen Stadium, a von unten, b von hinten, c von links.

Fig. 24 a—d. 202—402-zelliges Stadium, a vom Bauch, b von oben, c von hinten, d von links.

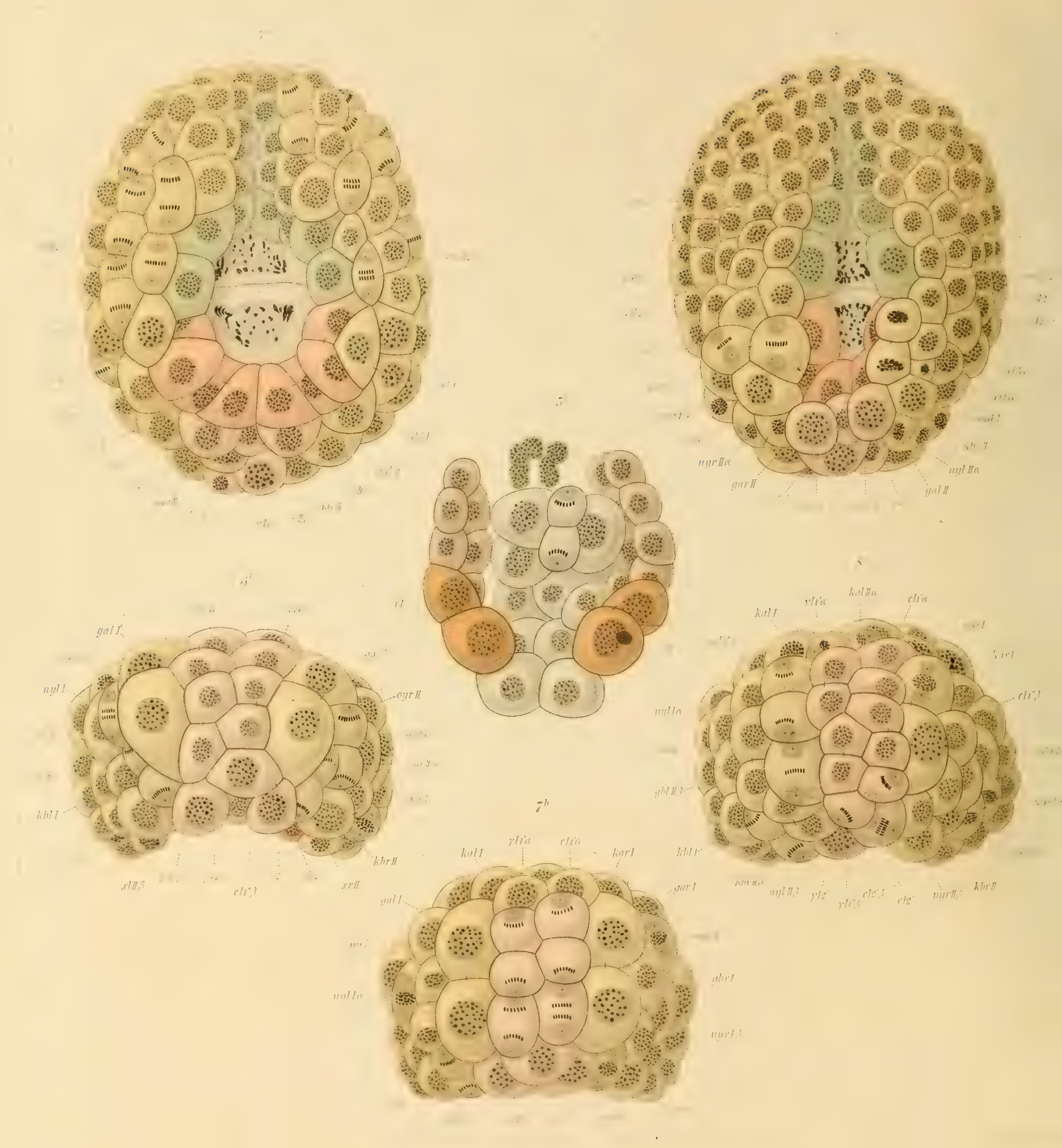


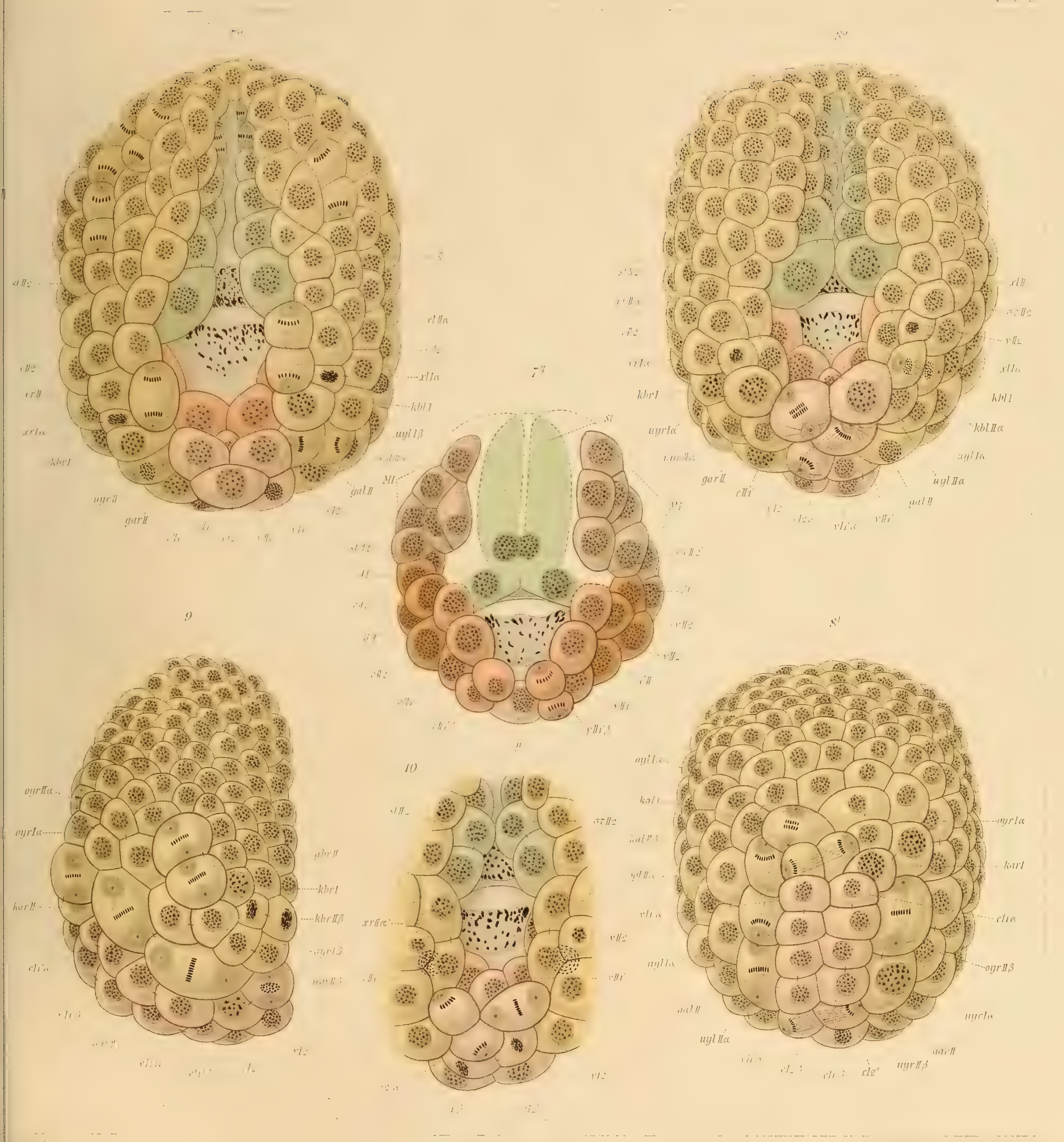




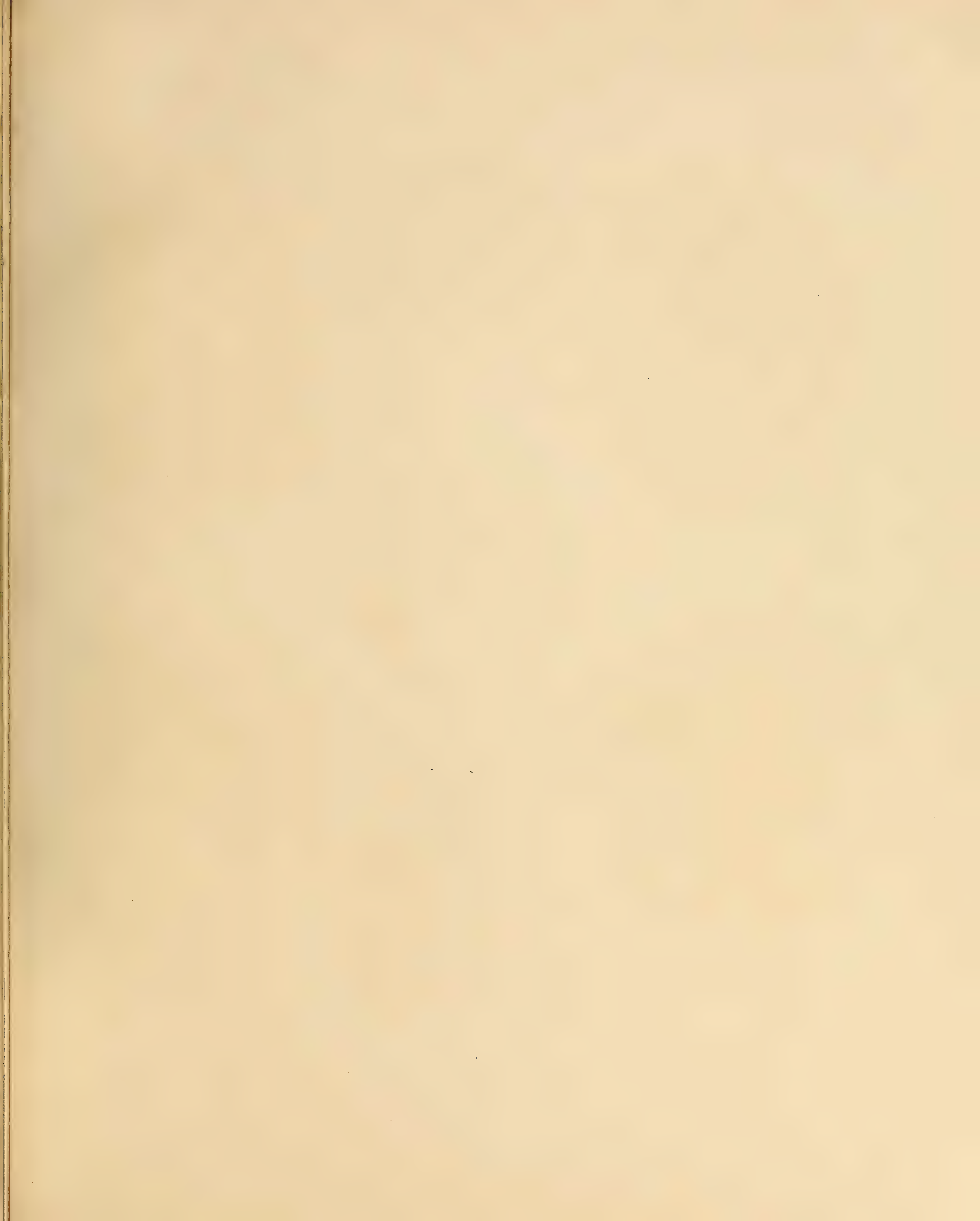


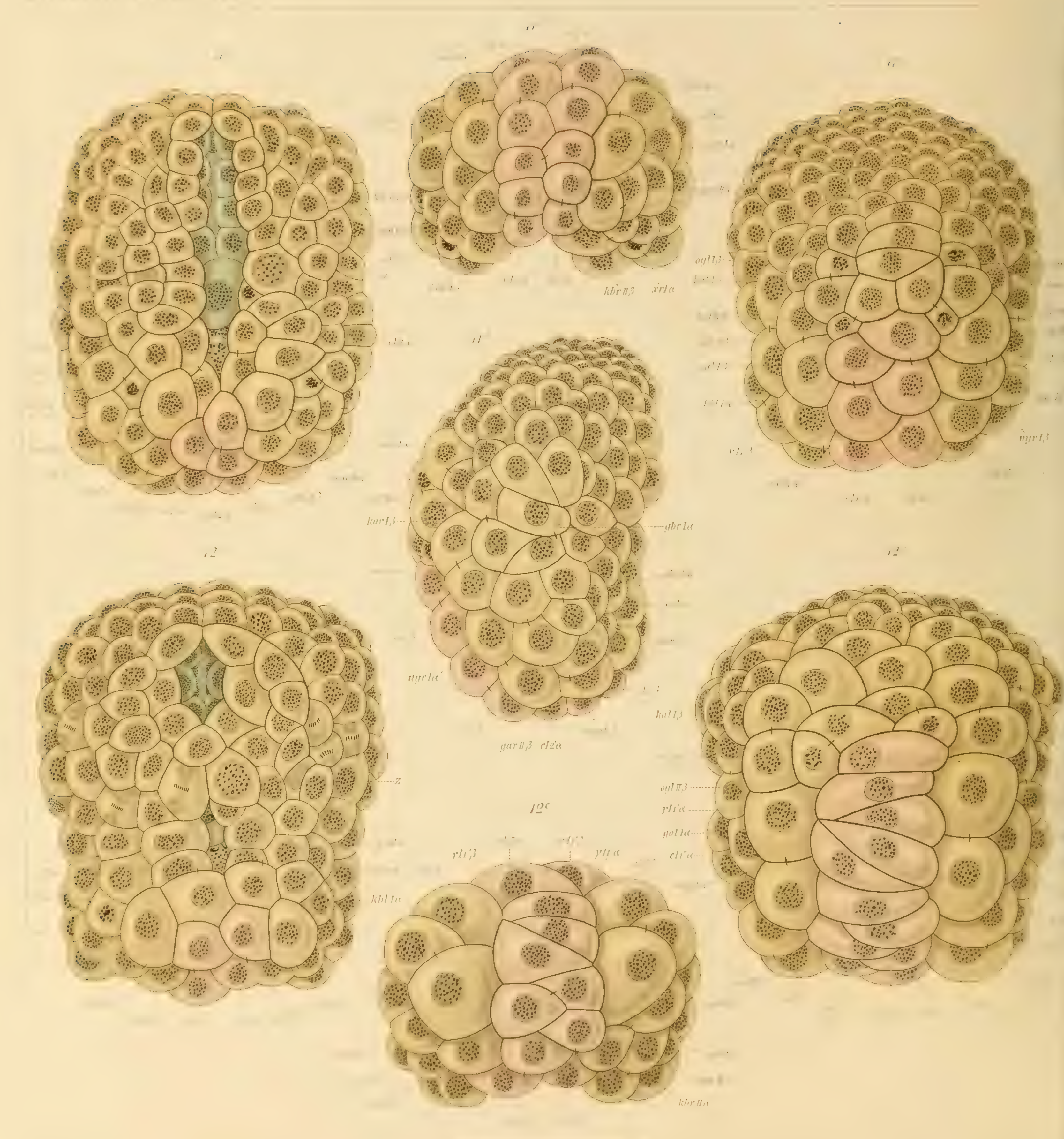



5
6
7b
garII
galII
ugrIIα
uglIIα
gal I.
ugl I.
kbl I
ogrII
kbrII
xrII
clI,3
kalI
ylIα
kalIIα
clIα
uglIα
gbrI
ugrI,3
garI
kblIr
clIβ
kbrII

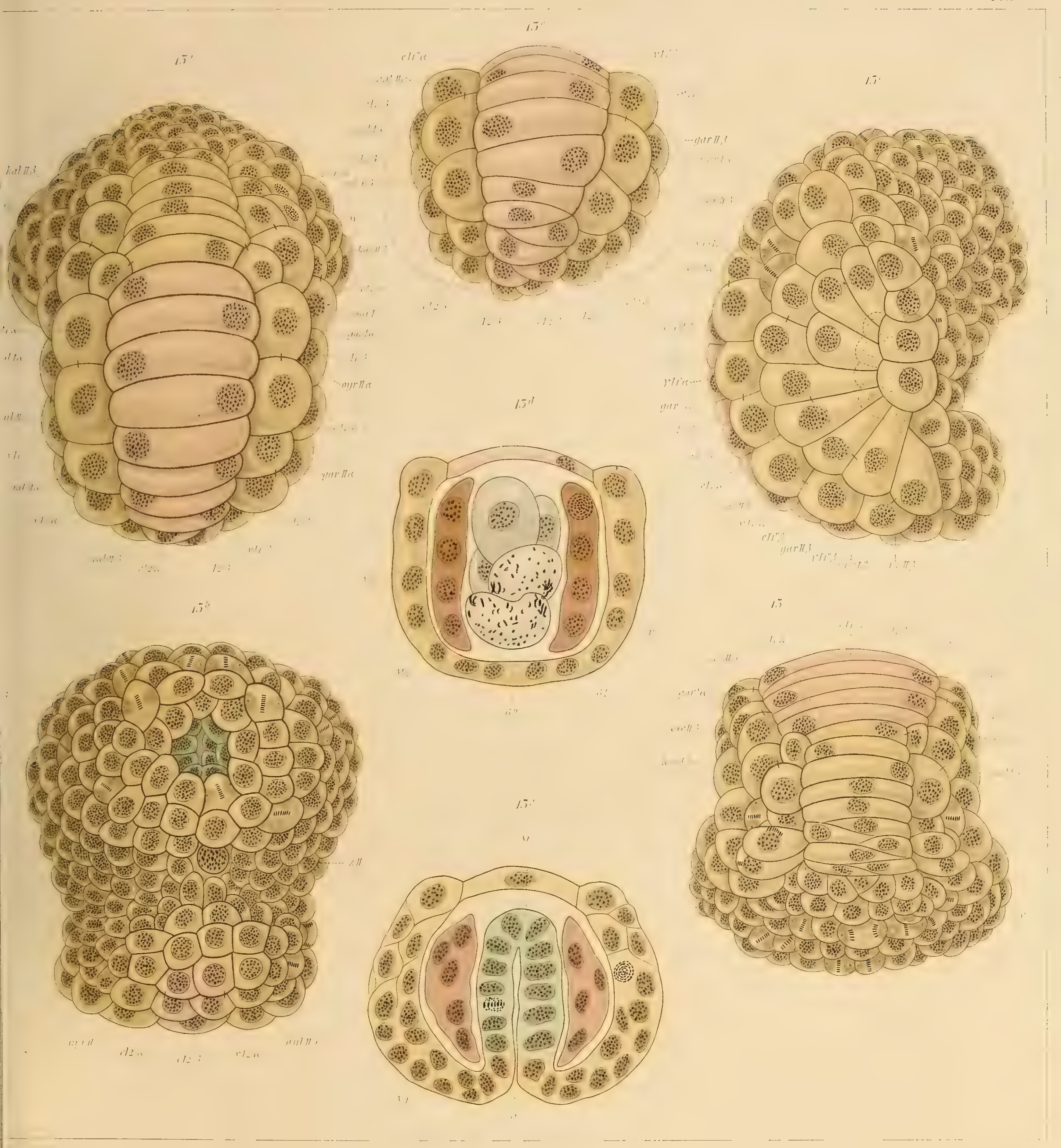




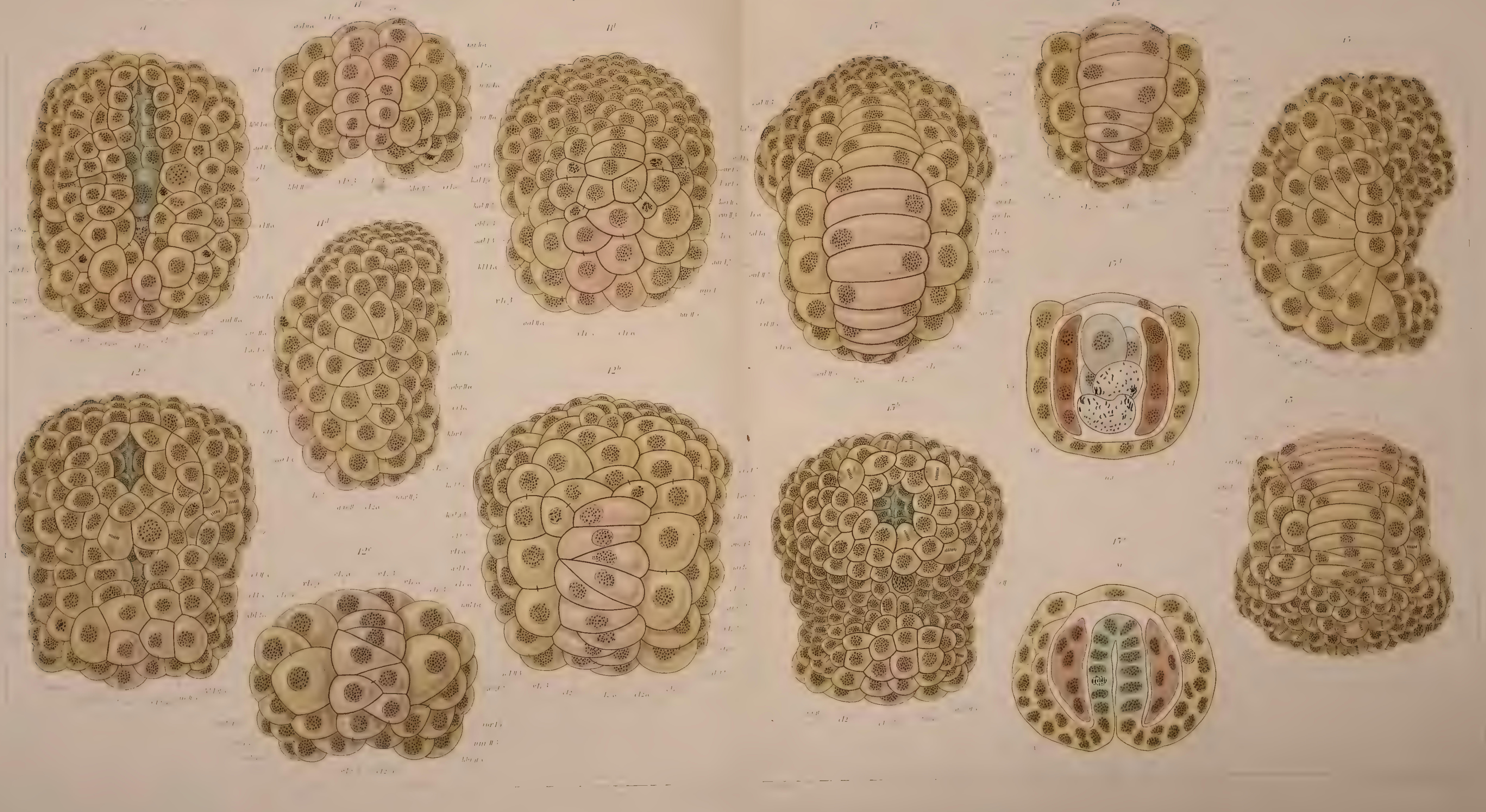




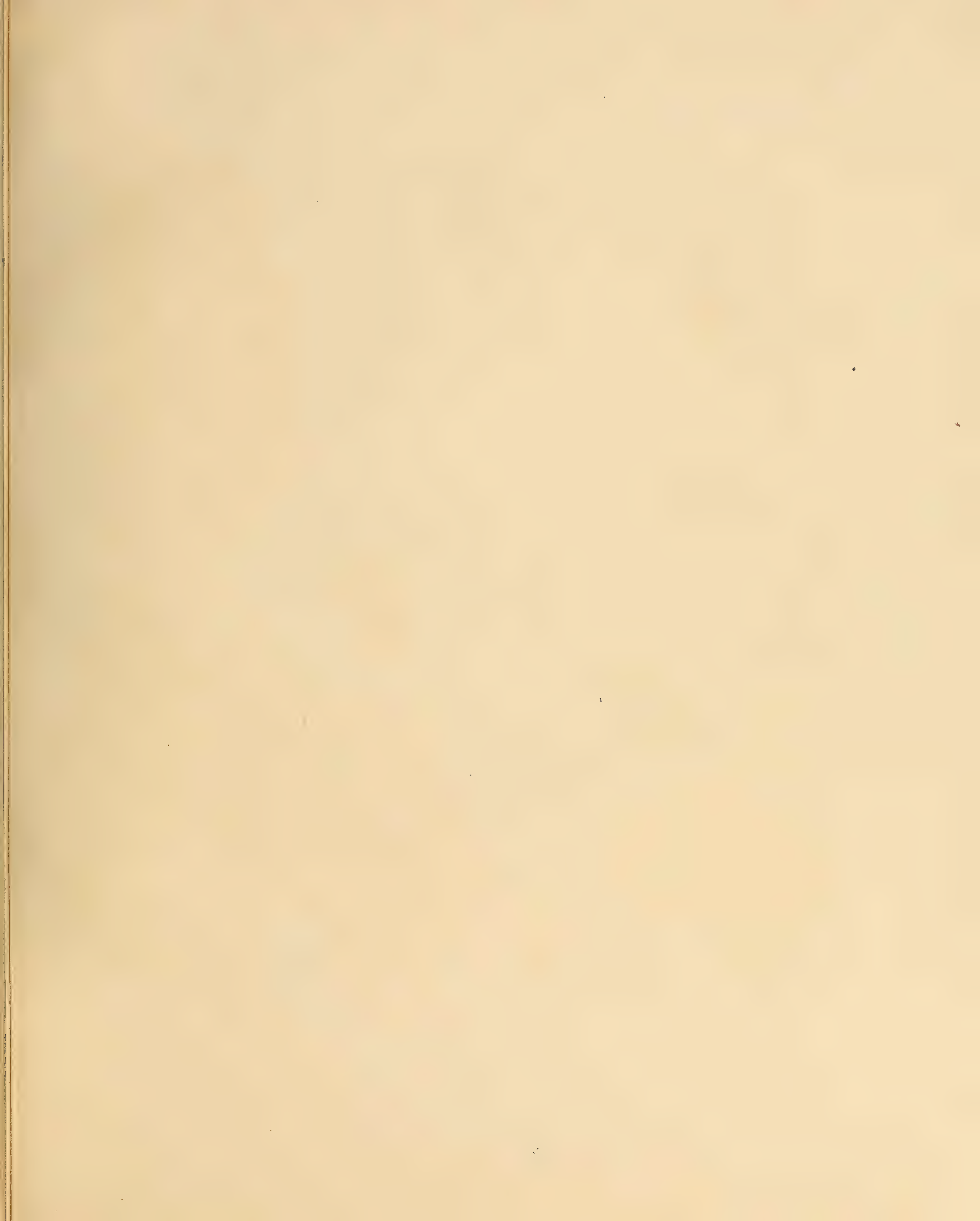
12c
z

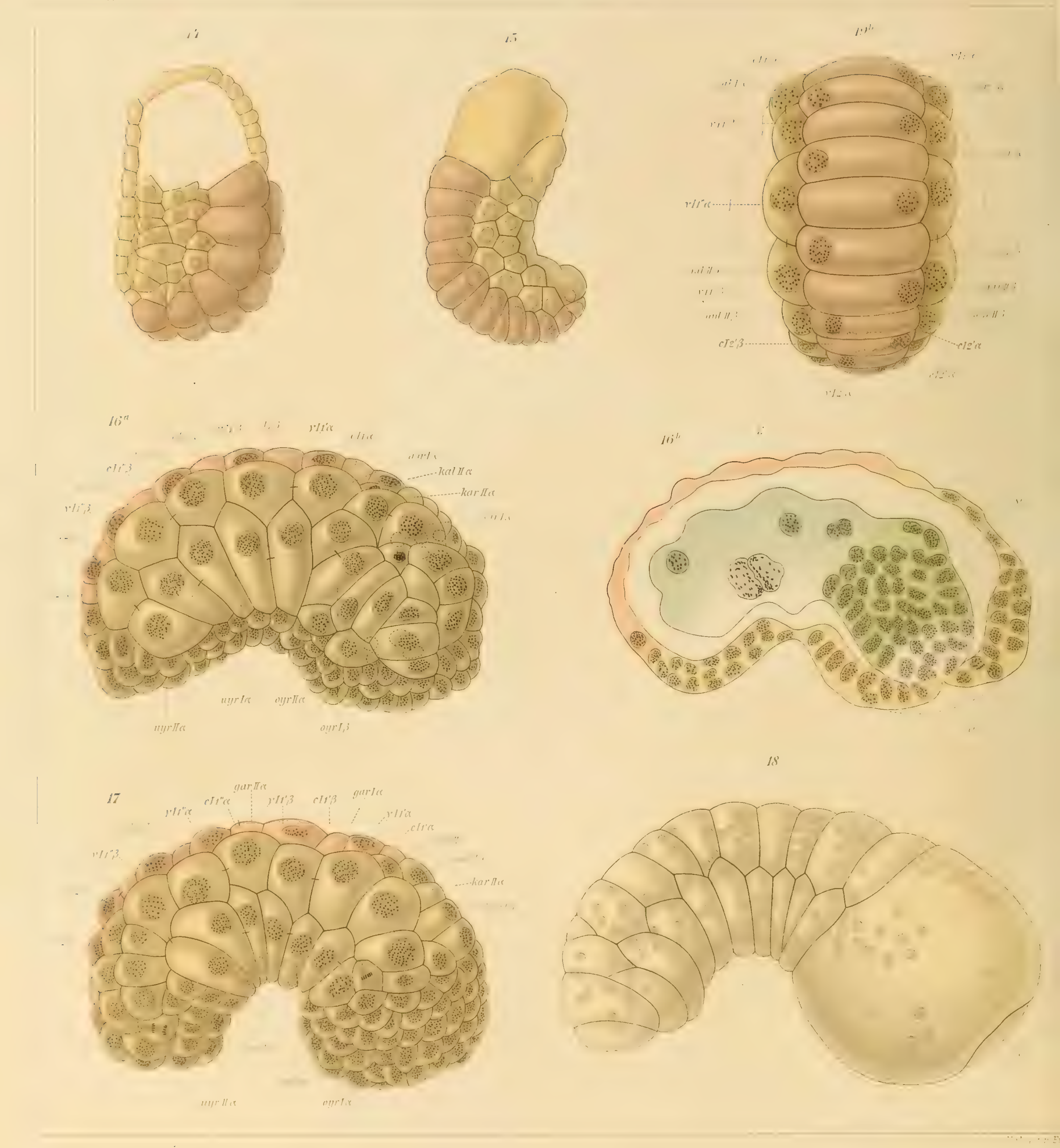




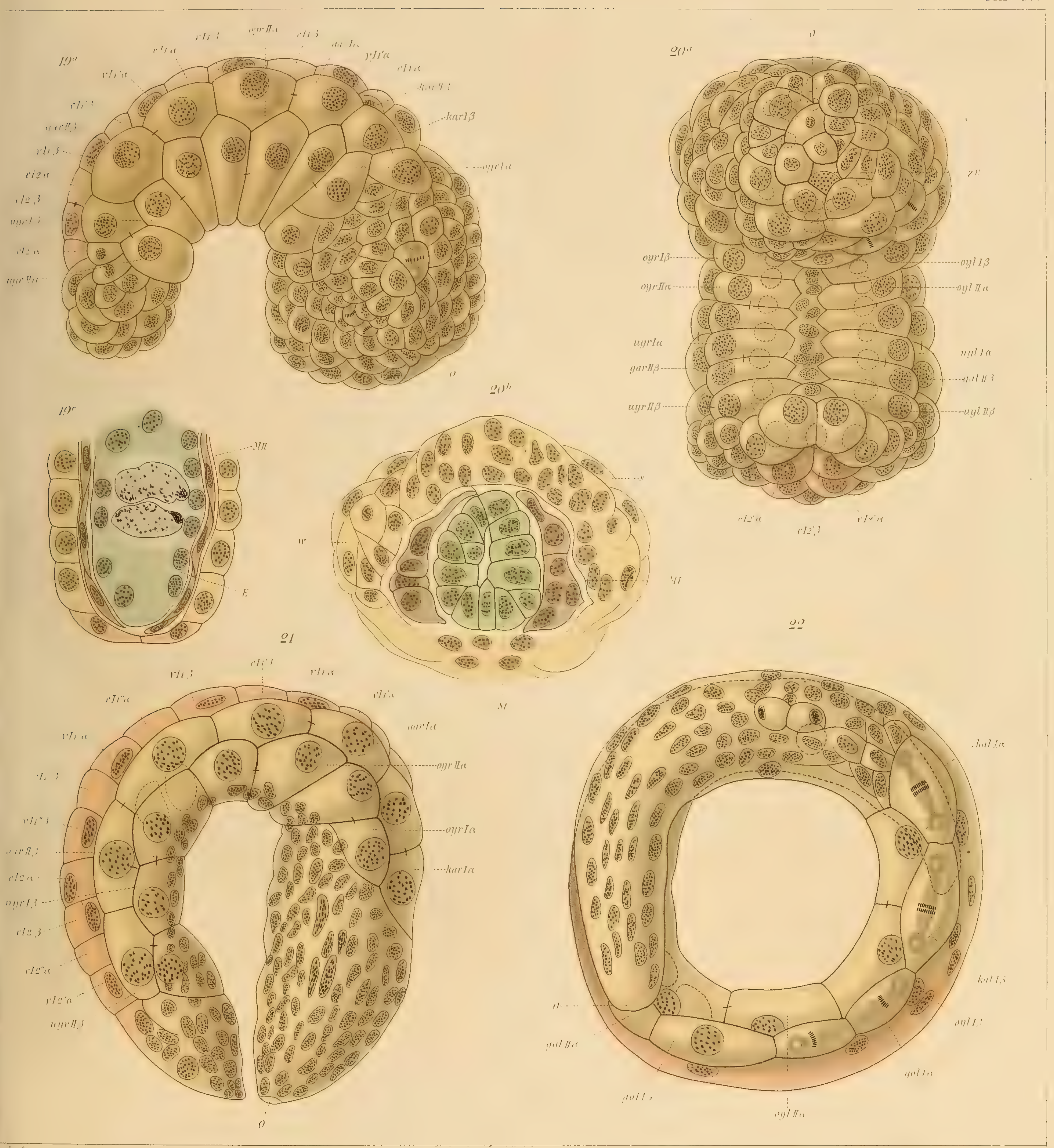






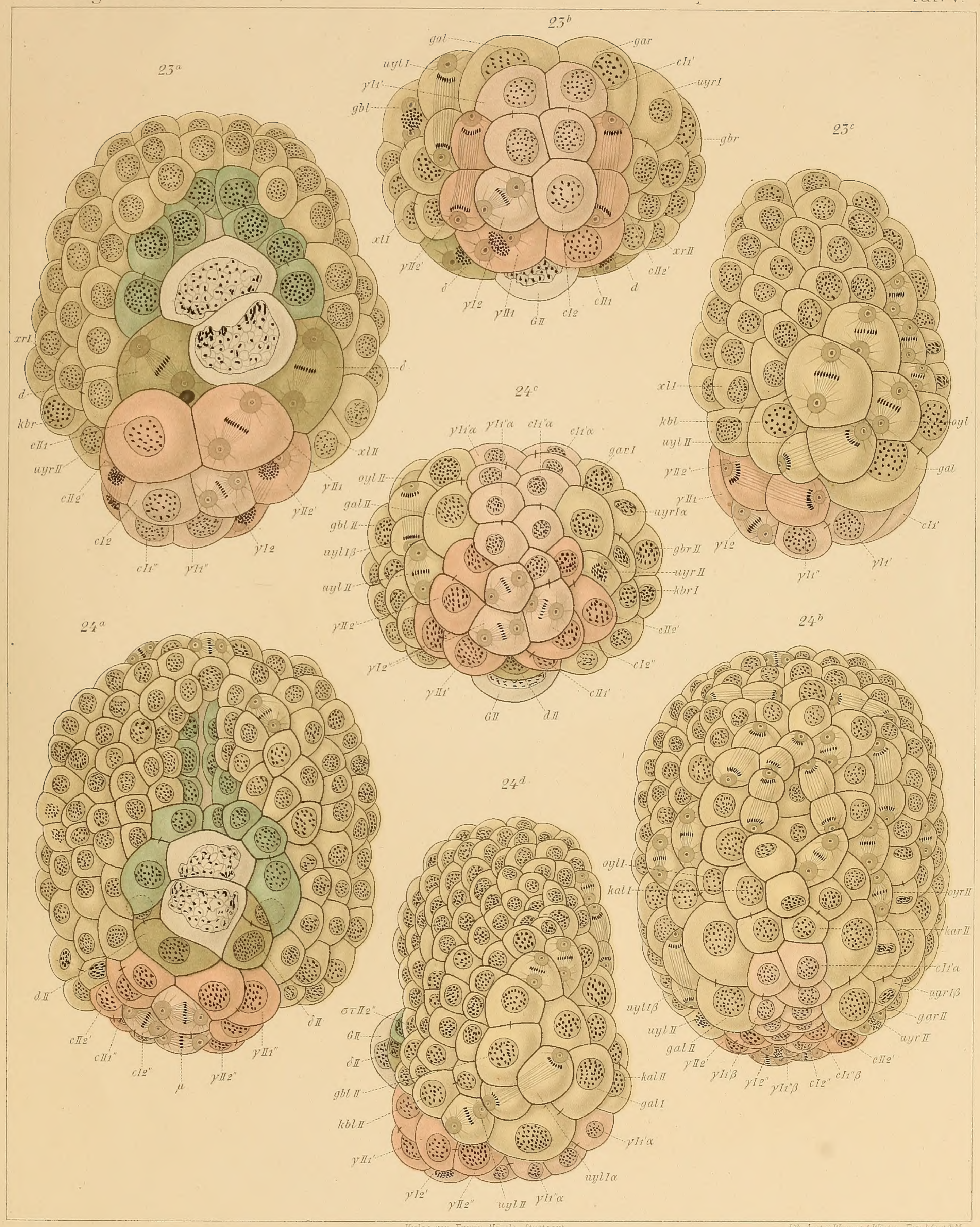

14
15
vII'α
cI2'β
cI2'α
16a
vIIα
cIIα
kalIIα
karIIα
uyrIα
oyrIIα
uyrIIα
oyrIβ
16b
17
garIIα
cII'α
vII'α
vII'β
cII'β
garIα
vIIα
cIIα
karIIα
uyrIIα
oyrIα
18

Taf. IV.



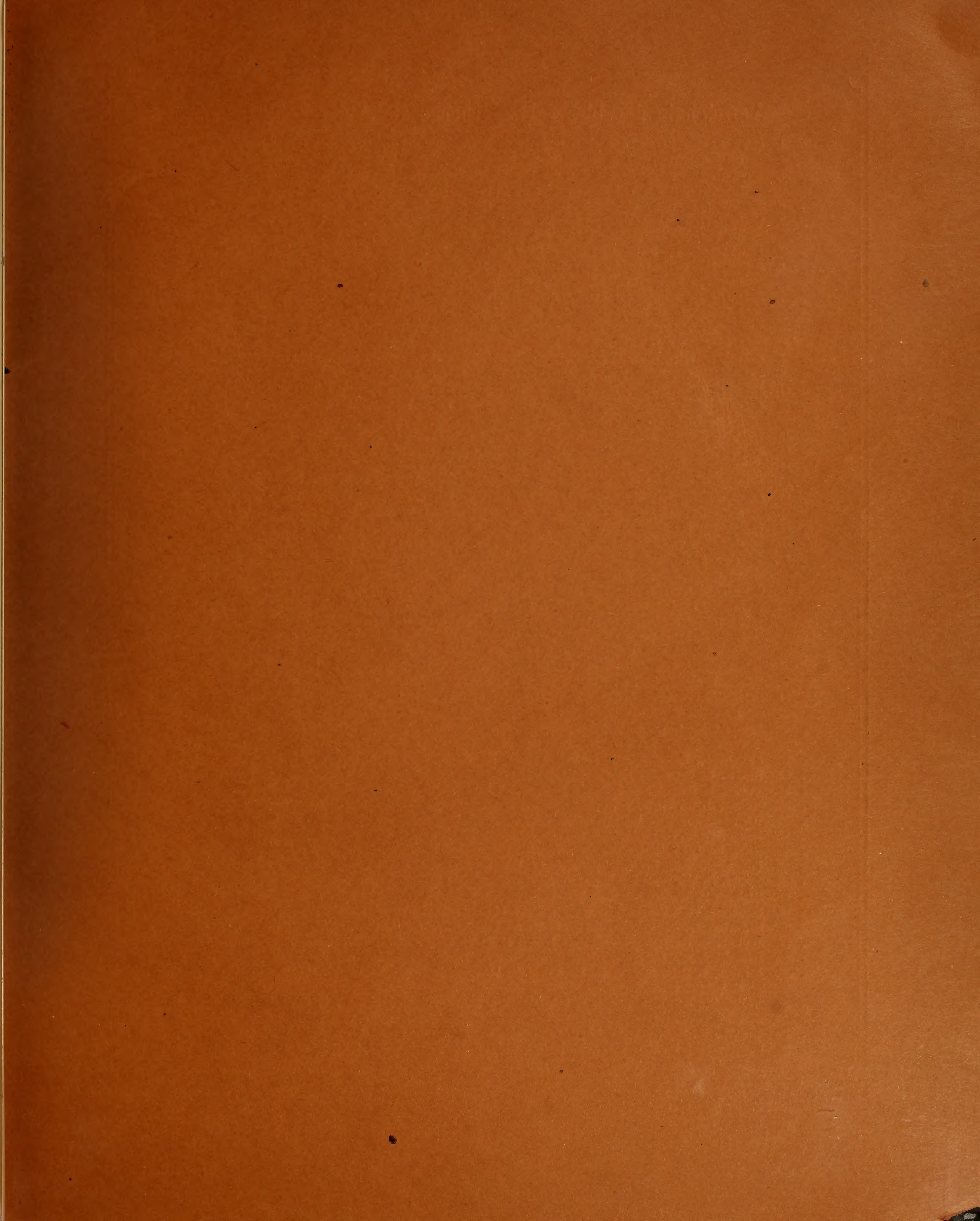
19a
19c
20a
20b
21
22
oyrIβ
oyrIIα
uyrIα
garIIβ
uyrIIβ
oylIβ
oylIIα
uylIα
uylIIβ
oyrIIα
oyrIα
karIα
karIβ





Verlag von Erwin Nägele, Stuttgart.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





Verzeichnis der bisher erschienenen Hefte der Zoologica:

Heft 1. **Chun, C.,** Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Mit 5 farb. Doppeltafeln. 1888. 20,—.

„ 2. **Strubell, Ad.,** Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii Schmidt. Mit 2 z. T. farb. Tafeln. 1888. 10,—.

„ 3. **Vanhöffen, E.,** Untersuchungen üb. semäostome u. rhizostome Medusen. Mit 6 farb. Taf. u. 1 Karte. 1889. 24,—.

„ 4. **Heckert, G. A.,** Leucochloridium Paradoxum. Monograph. Darstellung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Mit 4 z. T. farb. Tafeln. 1889. 20,—.

„ 5. **Schewiakoff, W.,** Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Mit 7 farb. Tafeln. 1889. 32,—.

„ 6. **Braem, Fr.,** Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Mit 15 z. T. farb. Tafeln und zahlr. Illustr. im Text. 1890. 80,—.

„ 7. **Kaiser, Joh.,** Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Acantocephalen. 2 Teile. Mit 10 Doppeltafeln. 1891—92. 92,—.

„ 8. **Haase, E.,** Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlagen eines natürlichen Systems der Papilioniden. 2 Bände. Mit 14 farb. nach der Natur gezeichn. u. lithogr. Tafeln. 1891—92. 90,—.

„ 9. **Herbst, C.,** Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit 5 Doppeltafeln. 1891. 24,—.

„ 10. **Leichmann, G.,** Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Mit 8 Tafeln. 1891. 24,—.

„ 11. **Schmeil, O.,** Deutschlands freileb. Süsswasser-Copepoden. I. Cyclopidae. M. 8 z. T. farb. Taf. u. 3 Illustr. 1892. 54,—.

„ 12. **Frenzel, Joh.,** Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. I. Lfg. 1—4. Mit 10 farbigen Tafeln. 1892. 56,—.

„ 13. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1892. 73,—.

„ 14. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. II. Mit 6 farb. Doppeltafeln. 1893. 62,—.

„ 14N. **Kohl, C.,** Rudimentäre Wirbelthieraugen. Nachtrag. 1895. 12,—.

„ 15. **Schmeil, O.,** Deutschlands freileb. Süsswassercopepoden. II. Harpacticidae. M. 8 z. T. farb. Taf. u. Illustr. 1893. 40,—.

„ 16. **Looss, A.,** Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1894. 82,—.

„ 17. **Leche, W.,** Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. I. Ontogenie. Mit 19 Tafeln und 20 Textfiguren. 1895. 64,—.

„ 18. **Nagel, W. A.,** Vergleichend physiolog. u. anatom. Untersuchungen über den Geruchs- u. Geschmackssinn u. ihre Organe mit einleitend. Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Mit 7 z. T. farb. Taf. 1894. 42,—.

„ 19. **Chun, C.,** Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Mit 12 Doppeltaf. u. 8 einf. Taf. 1896. 128,—.

„ 20. **Zoologische Ergebnisse** der v. d. Ges. f. Erdkunde in Berlin ausgesandten Grönlandsexpedition. 1) Dr. E. Vanhöffen: Untersuchungen über Arachnactis albida Sars. 2) Ders.: Die grönländischen Ctenophoren. Mit 1 Taf. 7,—. 3) Dr. H. Lohmann: Die Appendikularien der Expedition. Mit 1 Taf. 4) Prof. Dr. K. Brandt: Die Tintinnen. Mit 1 Taf. Zusammen 12,—. 5) Dr. H. Lenz: Grönländische Spinnen. Mit 9 Holzschn. 6) Dr. Kramer: Grönländische Milben. Mit 3 Holzschn. 7) Dr. Sommer: Drei Grönländerschädel. Mit 1 Taf. 9,—. 8) E. Rübsamen: Mycetophiliden etc. Mit 2 Taf. 9) W. Michaelsen: Grönländische Anneliden. 12,—.

„ 21. **Schmeil, O.,** Deutschlands freileb. Süsswasser-Copepoden. III. Centropagidae. Mit 12 z. T. farb. Taf. u. Illustr. i. Text. 1896. 50,—.

„ 21N. **Schmeil, O.,** Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. Nachtrag zu den Familien der Cyclopiden und Centropagiden. Mit 2 Tafeln. 1898. 12,—.

„ 22. **Piersig, R.,** Deutschlands Hydrachniden. Complet. Mit 51 z. Th. farb. Tafeln. 132,—.

„ 23. **Braem, F.,** Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Mit 8 Tafeln. 1897. 36,—.

„ 24. **Thiele, J.,** Studien über pazifische Spongien. 2 Teile mit 13 Tafeln u. 1 Holzschn. 1898. 48,—.

„ 25. **Stoller, J. H.,** On the organs of respiration of the oniscidae. 1899. Mit 2 Tafeln. 7,—.

„ 26. **Wasmann, E.,** S. J., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 1899. Mit 3 Tafeln. 16,—.

„ 27. **Pagenstecher, C.,** Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. I. Die Tagfalter. Mit 2 col. Taf. 1899. 28,—.

„ 28. **Miltz, O.,** Das Auge der Polyphemiden. Mit 4 color. Tafeln. 1899. 18,—.

„ 29. **Pagenstecher, C.,** Die Lepidopterenfauna d. Bismarck-Archipels. II. Die Nachtfalter. Mit 2 col. Taf. 1900. 38,—.

„ 30. **Müller, G. W.,** Deutschlands Süsswasser-Ostracoden. Mit 21 Tafeln. 1900. 60,—.

„ 31. **Michaelsen, W.,** Die holosomen Ascidien des magalhaensisch-südgeorgischen Gebietes. Mit 3 Tafeln. 1900. 24,—.

„ 32. **Handrick, K.,** Z. Kenntn. d. Nervensystems u. d. Leuchtorgane v. Argyropelecus hemigymnus. M. 6 Taf. 1901. 28,—.

„ 33. **Heymons, R.,** Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. Mit 8 Tafeln. 1901. 52,—.

„ 34. **Woltereck, R.,** Trochophora-Studien I. Mit 11 Tafeln und 25 Textfiguren. 1902. 40,—.

„ 35. **Bösenberg, W.,** Die Spinnen Deutschlands. Mit 43 Tafeln. 1901/3. 95,—.

„ 36. **Stromer v. Reichenbach, E.,** Die Wirbel der Land-Raubtiere, ihre Morphologie und systematische Bedeutung. M. 5 Taf. 1902. 48,—.

„ 37. **Leche, W.,** Entwicklungsgesch. d. Zahnsystems d. Säugetiere. II. Phylogenie. H. 1: Erinaceidae. M. 4 Taf. u. 59 Textfig. 1902. 24,—.

„ 38. **Illig, K. G.,** Duftorgane der männl. Schmetterlinge. M. 5 Taf. 1902. 24,—.

„ 39. **Schauinsland, H.,** Beitr. z. Entwickelungsgeschichte u. Anatomie d. Wirbeltiere I. II. III. m. 56 Taf. 1903. 80,—.